HUGO DE VRIES

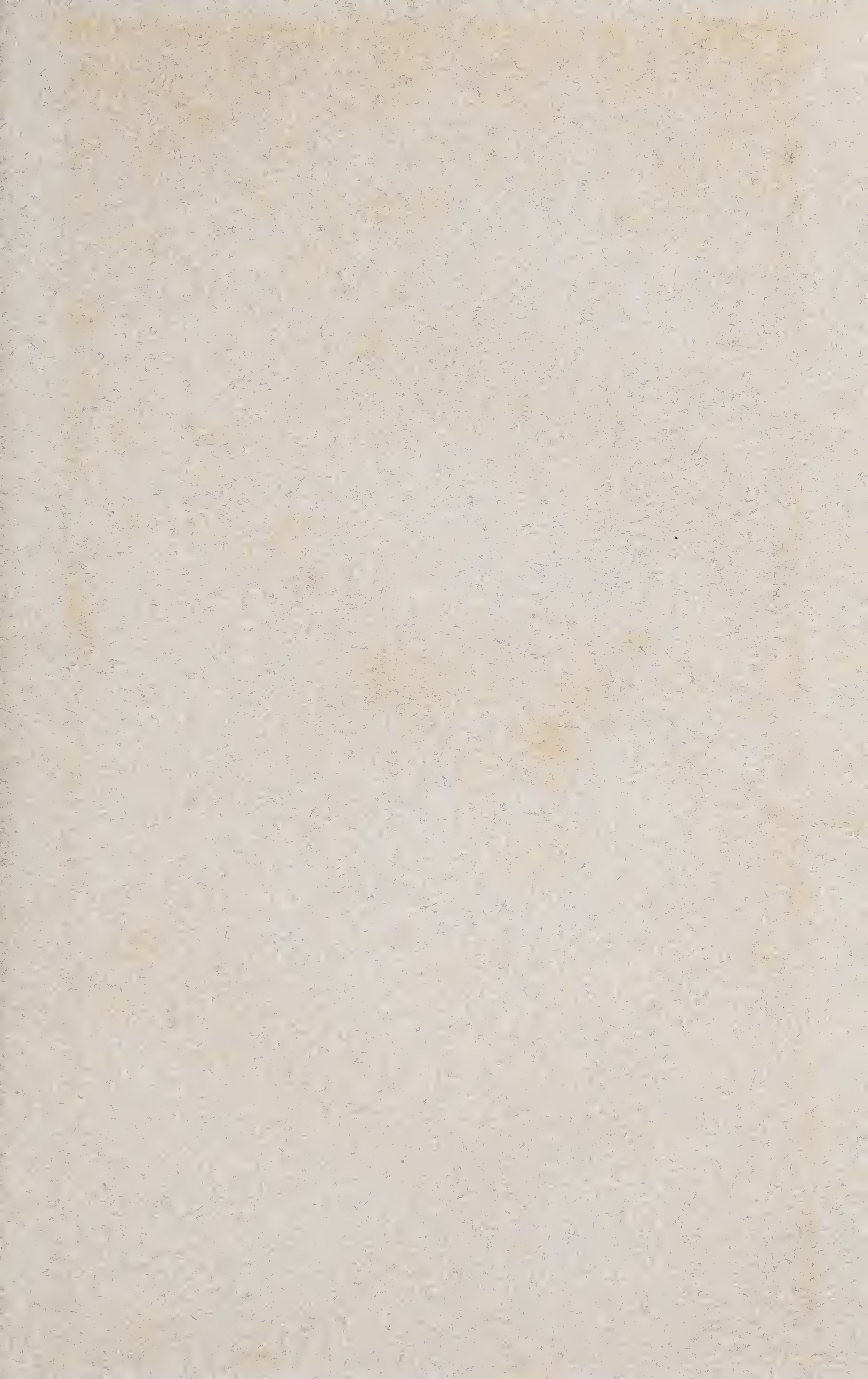
OPERA

E PERIODICIS COLLATA



VOL. IV







HUGO DE VRIES OPERA E PERIODICIS COLLATA

HUGO DE VRIES
OPERA
E PERIODICIS COLLATA

VOL. IV.



UTRECHT — A. OOSTHOEK — MCMXX.

Boek- en Kunstdrukkerij VONK & Co. te ZEIST.

INHOUD VAN DEEL IV.

D. ONDERZOEKINGEN OVER SECUNDAIREN DIKTEGROEI EN OVER DE VORMING VAN WONDHOUT.

E. ONDERZOEKINGEN OVER STOFTRANSPORT EN WATERBEWEGING.

UEBER DEN EINFLUSS DES DRUCKES AUF DIE AUSBILDUNG DES HERBSTHOLZES.

Die Jahresringe in den Stämmen der Dicotylen und Coniferen entstehen bekanntlich in weitaus den meisten Fällen dadurch, dass das im Herbste gebildete Holz eine grössere Dichtigkeit besitzt, als das vorher entstandene. Ueber die Ursache dieser Verschiedenheit ist von Sachs (Lehrbuch der Botanik 1. Aufl. H. 1868 p. 409; 2. Aufl. p. 541.) die Vermuthung ausgesprochen worden, dass sie einfach dem veränderlichen Drucke zuzuschreiben sei, den das Cambium und Holz von der umgebenden Rinde erfährt. Untersuchungen über diesen Punkt sind bis jetzt nicht bekannt gemacht worden; doch hat Sachs es, l. c., wenigstens als höchst wahrscheinlich dargethan, dass der Druck der Rinde auf das Cambium während des Dickenwachsthums im Sommer immerfort steigt, dass also das Herbstholz unter höherem Drucke gebildet wird, als das Frühlingsholz.

Auf Veranlassung des Herrn Prof. Sachs habe ich im vorigen Sommer im botanischen Garten in Würzburg einige Versuche über den Einfluss einer künstlichen Veränderung des Druckes auf die Ausbildung des Herbstholzes gemacht. Ich habe dabei zunächst nur den einen allgemeinsten Fall der Bildung des Herbstholzes, den der Verengung und Abplattung der Elemente des Holzes in radialer Richtung in's Auge gefasst, während die beiden anderen von Sanio (Bot. Ztg. 1863 p. 393) unterschiedenen Fälle, wo eine Verschiedenheit in der absoluten Dicke der Zellwandungen, oder in der Art der Elementarorgane zwischen dem Herbstholze und dem vorher gebildeten Holze stattfindet, vorläufig ausser Betracht geblieben sind.

Meine Versuche wurden in zwei verschiedenen Richtungen gemacht. Einerseits erhöhte ich im Frühling und Sommer künstlich den Druck, den Bast und Rinde auf das Cambium und das Holz ausüben; andererseits verminderte ich diesen Druck zu der Zeit, wo die normale Bildung des Herbstholzes schon angefangen hatte.

Die Zahl und Auswahl der Arten war bei dieser Untersuchung, welche nur in der Absicht einer vorläufigen Orientirung über die zu lösende Frage unternommen war, eine ziemlich beschränkte. Ich betrachte daher auch diese Mittheilung nur als eine vorläufige

und glaube, mich desshalb einer ausführlichen Beschreibung der einzelnen Versuche enthalten zu können.

Eine Erhöhung des Druckes bekommt man einfach folgendermassen. Um eine einige Cm. lange Strecke eines 2—3-jährigen Astes windet man einen nicht zu dicken Bindfachen in einer Schraubenlinie, und sorgt dafür, dass die einzelnen Umgänge der Schraube einander möglichst eng berühren. Je stärker man den Faden anzieht, desto grösser ist selbstverständlich der sogleich ausgeübte Druck. Durch das Dickenwachsthum des Astes wird dieser Druck aber immerfort zunehmen. Ist der Faden nicht hinreichend stark angezogen, so wird sich der Einfluss einer solchen Ligatur auf die Entwicklung des Holzes erst einige Zeit nach dem Anfange des Versuches bemerken lassen. Ich machte an verschiedenen Arten einige solche Ligaturen Ende April, kurz vor dem Anfang des Dickenwachsthums, andere aber im Mai, zu der Zeit der kräftigen Thätigkeit des Cambiums. In dem letzten Falle findet durch das Anziehen des Fadens leicht eine tangentiale Verschiebung des Bastes statt, welche sich später, bei der microscopischen Untersuchung leicht erkennen lässt. Man sieht nämlich im Holze, auf dem Querschnitte, eine braune, mit den Jahresringen concentrische Linie in der die Markstrahlen seitlich verschoben sind. Da eine solche Verschiebung nur in den zu Anfang des Versuchs noch ganz weichen Theilen stattfinden kann, so ist das auf der Innenseite dieser Linie gebildete Holz vor dem Umwicklen des Fadens, das auf ihrer Aussenseite liegende aber nach Anfang des Versuchs entstanden.

Die Versuchszweige wurden Mitte August von den Bäumen abgeschnitten; zu dieser Zeit hat das Dickenwachsthum der einheimischen Arten ganz oder doch fast ganz aufgehört. Auf das Wachsthum der Zweige und ihrer Blätter oberhalb der Versuchsstelle haben die Ligaturen keinen wahrnehmbaren Einfluss ausgeübt. Die Untersuchung der Zweige ergab in allen Fällen, erstens, dass die absolute Dicke des Jahresringes unter der Ligatur geringer war als die mittlere Dicke des nämlichen Jahresringes in einiger Entfernung oberhalb und unterhalb der Versuchsstelle. An mehreren Zweigen war der Unterschied so beträchtlich, dass die Versuchsstelle schon dem blossen Auge bedeutend dünner erschien, welcher Eindruck noch dadurch verstärkt wurde, dass sich in diesen Fällen an den beiden Enden der Ligatur Holzwülste gebildet hatten.

Zweitens war die absolute Dicke der Herbstholzschicht in der Versuchsstelle immer grösser, meist beträchtlich grösser als die normale Dicke der Herbstholzschicht in dem nämlichen Jahres-

ringe. Das Herbstholz der Versuchsstelle war bei den untersuchten Arten (*Acer Pseudoplatanus, Salix cinerea, Populus alba, Pavia* sp.) aus in radialer Richtung abgeplatteten Libriformfasern gebildet, zwischen denen sich eine geringere Anzahl von Gefässen zeigte als im normalen Holze; es war also bei diesen Arten dem normalen Herbstholze gleich zusammengesetzt. Das normale Herbstholz von *Ailanthus glandulosa* besteht fast nur aus in radialer Richtung abgeplatteten Holzparenchymzellen; das Herbstholz unter einer im Mai gemachten Ligatur war aber aus einer dickeren Schicht abgeplatteter Libriformfasern gebildet, zwischen denen nur wenige Gefässe sichtbar waren; auf der Aussenseite dieser Schicht fand ich eine Schicht Holzparenchym, über deren Dicke ich nichts mittheilen kann, da das Dickenwachsthum beim Abschneiden der Versuchszweige noch nicht aufgehört hatte.

Diese Resultate der anatomischen Untersuchung zeigen, dass unter erhöhtem Druck die Bildung des Herbstholzes schon zu einer Zeit anfängt, wo unter normalem Drucke noch weitzelliges Holzgewebe entsteht. Ganz evident zeigen dieses aber Querschnitte aus denjenigen im Mai gemachten Ligaturen, wo durch tangentiale Verschiebung des Bastes die oben besprochene braune Linie im Holze entstanden war. War hier die Ligatur hinreichend stark angezogen, so war diese braune Linie zugleich die Grenze zwischen dem weitzelligen Holze und dem Herbstholze; woraus folgt, dass die Bildung des Herbstholzes zugleich mit der Erhöhung des Druckes angefangen hatte (*Salix cinerea*). War der Faden noch stärker angezogen, so waren die äussersten noch innerhalb der braunen Linie liegenden Libriformfasern abgeplattet, sie waren also nach ihrer Entstehung durch den künstlichen Druck in ihrem radialen Wachsthum beschränkt worden (So z. B. *Acer Pseudoplatanus*).

Eine Verminderung des Druckes bekommt man dadurch, dass man das Bastgewebe durch radiale Einschnitte in mehrere Theile spaltet. Die so entstehenden Baststreifen ziehen sich in tangentialer Richtung etwas zusammen, da ihre Spannung aufgehoben wird. Die hierdurch entstehende Verschiebung erkennt man später bei der anatomischen Untersuchung auf dem Querschnitt an der Richtung der den Schnitten am nächsten liegenden Markstrahlen, da diese gegen die von den Schnitten getroffenen Stellen convex gebogen sind. In der Nähe der Einschnitte wird der Druck des Bastes ganz aufgehoben, in der Mitte zwischen zwei neben einander liegenden Einschnitten bleibt aber immer noch ein ziemlich be-

deutender Druck, da die Baststreifen an ihren Enden an dem Baste ausserhalb der Versuchsstelle befestigt sind.

Da die Einschnitte durch die ganze Dicke des Bastes gehen müssen, so berühren sie immer das Cambium und meist auch das junge Holz; in Folge der Verwundung stirbt immer ein kleiner Theil des Cambiums, doch wird die Wunde, wenn sie nicht zu tief und zu breit war, bald wieder geschlossen. Demzufolge nimmt der Druck der Rinde auf das Cambium wieder allmählig zu. Sogleich nach dem Anfang des Versuchs findet also eine ungleiche Vertheilung des Druckes auf dem Querschnitte durch die Versuchsstelle statt; neben den durch die Verwundung getödteten Theilen des Cambiums ist der Druck sehr gering, und von hier ab nimmt er bis zu der Mitte zwischen zweien Einschnitten stetig zu. Die den Wunden am nächsten entstehenden neuen Gewebepartien weichen in ihrer Zusammenstellung meist beträchtlich von dem gewöhnlichen Bau des untersuchten Holzes ab. In den entfernteren Theilen des Cambiums, und später auch ausserhalb dieser abweichenden Gewebepartien entsteht dagegen eine Holzschicht, welche dem gewöhnlichen Holze ähnlich gebildet ist. Nur dieses letztere Gewebe ist das jetzt zu betrachtende, unter künstlich vermindertem Druck entstandene Holz.

Für die Versuche wurden an 2—3-jährigen Zweigen auf einer meist 3 Cm. langen Strecke, je 4—6 radiale Einschnitte neben einander und in nahezu gleicher Entfernung gemacht, und zwar Mitte Juni und Mitte Juli, also nachdem die Bildung des normalen Herbstholzes bei den betreffenden Arten schon angefangen hatte.

Der Einfluss der Verminderung des Druckes zeigte sich, nachdem die Zweige Mitte August abgeschnitten waren, zunächst darin, dass sie in den Versuchsstellen meist beträchtlich stärker in die Dicke gewachsen waren, als oberhalb und unterhalb dieser Stellen. Auf den Querschnitten durch die Versuchsstellen war die Dicke der im Sommer 1871 gebildeten Jahresringe aber in der Nähe der Einschnitte am grössten, und nahm von da bis zur Mitte zwischen zweien Einschnitten stetig ab. Die nach dem Anfange des Versuchs gebildete Holzschicht war an ersteren Stellen oft mehr als zweimal dicker als an letzteren Stellen. Denkt man sich auf einem Querschnitt durch die Versuchsstelle eine, mit den Jahresringen concentrische Linie, welche die durch die Verwundungen und das dadurch verursachte Absterben des Cambiums beim Anfange der Versuche entblössten Stellen des Holzes mit

einander verbindet, so gibt diese Linie die Lage des Cambiums beim Anfange des Versuchs an. Daraus folgt, dass das innerhalb dieser Linie liegende Holz vor Anfang des Versuchs, das auf ihrer Aussenseite liegende aber erst nach dieser Zeit gebildet worden ist. Nur bei denjenigen Versuchen, wo die äussersten Zellenschichten auf der Innenseite dieser Linie schon eine deutliche Abplattung der Libriformfasern zeigen, hatte vor Anfang des Versuchs die Bildung des normalen Herbstholzes schon angefangen, und nur solche Versuche können also hier für das Studium des Einflusses der Verminderung des Druckes auf die Bildung des Herbstholzes benutzt werden. In allen solchen Versuchen aber (*Acer Pseudoplatanus*, *Salix cinerea*, *Populus alba*, *Pavia* sp.) besteht das ausserhalb dieser Herbstholzschicht, also nach der Verminderung des Druckes gebildete Holz aus Libriformfasern, welche in radialer Richtung gar nicht abgeplattet sind, sondern einen gleichen oder etwas grösseren Durchmesser besitzen als die Fasern in der Mitte der normalen Jahresringe. Auch sind in diesem Holze die Gefässe gleich häufig, oder sogar häufiger als im normalen Holze.

Zu der Zeit, wo in den normalen Theilen der Aeste Herbstholz gebildet wird, entsteht also bei diesen Arten unter künstlich vermindertem Druck ein Holzgewebe, das dem gewöhnlichen, im mittleren Theile des Jahresringes befindlichen Holze in seiner Zusammenstellung entspricht. Für die normale Ausbildung des Herbstholzes ist also ein wahrscheinlich beträchtlicher Druck der Rinde und des Bastes auf das Cambium und das junge Holz nöthig.

Einen schönen Beleg für den Einfluss des Druckes auf die Ausbildung des Herbstholzes geben solche Versuche, wo nur ein radialer Einschnitt in der Versuchsstelle gemacht wurde. An solchen Stellen wird der Druck in der Nähe des Schnittes fast ganz aufgehoben, auf der entgegengesetzten Seite des Zweiges aber fast nicht beeinflusst; zwischen diesen beiden Extremen findet ein allmähliger Uebergang statt. Demzufolge bildet sich in der Nähe der Wunde eine dicke Schicht nicht-abgeplatteter Libriformfasern mit vielen Gefässen, ausserhalb der vor Anfang des Versuches gebildeten Herbstholzschicht. Je weiter man sich aber von dem Einschnitt entfernt, desto dünner ist die nach dem Anfange des Versuchs gebildete Holzschicht, desto mehr sind die Libriformfasern abgeplattet, und desto weniger Gefässe sind ihnen beigemischt; bis die nach Anfang des Versuchs gebildete Schicht

in den von der Wunde entferntesten Theilen kaum mehr vom normalen, vor der Verwundung gebildeten Herbstholze unterschieden werden kann (*Acer Pseudoplatanus*). Es zeigt dieser Versuch zugleich, dass eine gewisse Beziehung zwischen dem Grade der Abplattung der Libriformfasern und dem Drucke besteht: je grösser der Druck, desto grösser unter sonst gleichen Umständen die Abplattung.

Die im Vorhergehenden beschriebenen Versuche zeigen also, dass unter künstlich erhöhtem Druck im Frühling in radialer Richtung abgeplattete Libriformfasern mit einer geringeren Anzahl von Gefässen als wie im normalen Holze entstehen, dass dagegen im Hochsommer eine Verminderung des Druckes die Entstehung eines weitzelligen, gefässreichen Gewebes statt des Herbstholzes zur Folge hat. Zunächst gilt dieser Salz nur für solche Arten, in denen das Herbstholz sich weder durch andere Elemente, noch durch grössere Wandverdickung von den übrigen Holzringen unterscheidet. Ueber das Verhalten der zu diesen beiden Abtheilungen gehörenden Arten habe ich bereits eine Reihe von Experimenten angefangen, und ich behalte mir das Studium dieser Verhältnisse, sowie der übrigen Beziehungen zwischen dem Drucke und dem Dickenwachsthum der Laub- und Nadelhölzer für eine spätere Mittheilung vor.

April 1872.

(Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung, 1872, No. 16, S. 241.)

OVER DEN INVLOED DER BASTDRUKKING OP DEN BOUW DER JAARRINGEN.

Gedurende den zomer vormen de boomen en heesters onzer streken nieuw hout en nieuw bastweefsel, dat in het cambium, tusschen het reeds voorhandene hout en den ouden bast, zijn oorsprong neemt. Zoowel het houtlichaam als de bast nemen daarbij in dikte toe. Daardoor wordt echter de oude bast uitgerekt, om aan het nieuw ontstaande weefsel de noodige ruimte te geven. De overlangsche spleten en scheuren, die de schors van vele boomstammen vertoont, worden door deze uitrekking veroorzaakt.

Daar echter het bastweefsel, vooral in zijne binnenste, nog levende lagen, elastisch is, zal het aan de genoemde uitrekking een weerstand bieden, welke eerst bij een bepaalde grootte der uitrekkende kracht overwonnen kan worden. Het gevolg is een spanning tusschen den bast en het hout, en dus een drukking van den bast zoowel op het hout als op de cambiumlaag, waarin zich de nieuwe houtcellen vormen. Wanneer gedurende den zomer deze nieuwe houtlaag steeds in dikte toeneemt, wordt de bast meer en meer uitgerekt, en de bastdrukking op het cambium al grooter en grooter. Het in het voorjaar ontstane hout zal dus in het algemeen onder lagere drukking gegroeid zijn, dan de in het najaar gevormde lagen. Men kan zich van de aanwezigheid van deze spanning gemakkelijk overtuigen, door in den zomer, in krachtig groeiende takjes, overlangsche insnijdingen tot in het hout te maken. Terstond opent zich de wonde, daar het elastisch gespannen bastweefsel zich in tangentiale richting samentrekt.

Gedurende de lange periode van rust in het late najaar en den winter gaat de elastische spanning van den bast allengs in een blijvende over, en vermindert de bastdrukking op het hout dus langzamerhand. Zoodra in het voorjaar de temperatuur voldoende geworden is, beginnen de wortels water op te nemen, en zuigt de stam dit op zijn beurt uit de wortels. Nu is het bekend, dat hout belangrijk in volumen toeneemt, wanneer het zich met water imbibeert. Door deze uitzetting, welke met zeer groote kracht geschiedt, wordt de bast tot over de elasticiteitsgrens uitgerekt, en

ondergaat hij dus een blijvende uitrekking. Weldra ontplooien zich de knoppen en bladen, en vangt de verdamping van water in deze aan. Het hout van den stam en de takken verliest dus het grootste gedeelte van het opgenomen vocht, en krimpt dus weer in. De blijvend uitgerekte bast volgt deze inkrimping wel, doch daarbij wordt zijne drukking op het cambium zeer gering. In deze periode van geringe bastdrukking vangt in de jongste uiteinden der takken de houtgroei aan, die weldra ook in dikkere takken en in de stammen kan worden waargenomen. Daardoor neemt dan gedurende den zomer de bastdrukking weer toe, gelijk zoo even besproken werd.

In het jaar 1868 heeft Sachs 1) het vermoeden uitgesproken, dat aan deze periodische verandering der bastdrukking het verschil tusschen den bouw van het voorjaarshout en van het najaarshout moet worden toegeschreven. In het algemeen is het voorjaarshout losser van bouw; het bevat wijdere houtvezels en een grooter aantal vaten. Het najaarshout is daarentegen dichter, zijne vezels zijn afgeplat en dus enger, en zijne vaten weinig talrijk. Proeven, welke ik in den zomer van 1871 omtrent deze vraag gedaan heb, voerden tot een volkomen bevestiging van het vermoeden van Sachs, daar zij leerden, dat in het najaar onder kunstmatig verminderde drukking hout ontstaat, hetwelk in dichtheid en bouw aan het normale voorjaarshout gelijk is; en dat omgekeerd, in het voorjaar onder kunstmatig verhoogde drukking, een houtweefsel gevormd wordt, waarvan de eigenschappen met die van normaal herfsthout overeenkomen 2).

Deze onderzoekingen strekten zich slechts over een klein aantal soorten uit. Daar mij het resultaat belangrijk genoeg voorkwam, om de geldigheid van den gevonden regel ook voor andere soorten te bewijzen, heb ik ze sedert tot een 40-tal bij ons in het wild groeiende of veelvuldig gekweekte boomen en heesters uitgebreid. Bij allen vond ik den regel bevestigd. Daarenboven heb ik de methode der onderzoeking in eenige punten veranderd, en ben daardoor tot de kennis van meer algemeene regels geleid, welke de betrekking tusschen de bastdrukking en den bouw van het hout aangeven. De afhankelijkheid van den bouw der jaarringen van deze oorzaak bleek daarbij een eenvoudig gevolg dezer algemeene regels te zijn. In het volgende wensch ik de methode mijner proeven en de gevonden resultaten in het kort mede te deelen, terwijl ik

1) Lehrbuch der Botanik. 1e Aufl. S. 409.

2) *Opera IV*, S. 1; Sachs, Lehrbuch der Botanik. 3e Aufl. S. 563 en 722.

mij voorbehoud, deze later uitvoeriger te beschrijven en met de noodige afbeeldingen toe te lichten.

De methode mijner proeven is zeer eenvoudig. Zij berust geheel op de kunstmatige verandering van de bastdrukking tijdens den groei van het hout. In sommige proeven werd deze drukking verhoogd, in andere verlaagd. Om een verlaging tot stand te brengen, is het onvermijdelijk, den bast open te splijten, en wel door overlangsche insnijdingen. Ik maakte in den regel 4—6 insnijdingen op dezelfde hoogte; bij de door mij gebruikte takjes, welke meestal 2—6 jaar oud waren, is dit aantal alleszins voldoende. Hoe dichter de insnijdingen bij elkander liggen, hoe aanzienlijker de vermindering der spanning zijn zal. Om deze reden maakte ik de afstanden tusschen de insnijdingen steeds onderling verschillend, om den invloed van de verschillende mate van drukvermindering te kunnen nagaan. Bij deze proeven behoort men er steeds nauwkeurig voor te zorgen, dat de insnijdingen geheel evenwijdig aan de as van den tak zijn; schuine insnijdingen toch veroorzaken, behalve de gevolgen der drukvermindering, ook die van dwarsche insnijdingen, en maken daardoor de resultaten onzeker. Mijne insnijdingen werden op verschillende tijdstippen gedurende en kort na de periode van den houtgroei gemaakt; de takjes bleven meestal aan de boomen, totdat alle diktegroei opgehouden had, in den regel zelfs totdat de bladen afgevallen waren.

Na het inzamelen der proeftakken begon het mikroskopisch onderzoek. Bij deze was het een hoofdzaak met zekerheid te kunnen beslissen, waar de grens lag van het vóór en van het na den aanvang der proef gevormde hout. De volgende beschouwing leert die grens met zoo volkomen juistheid vinden, dat men in elke radiale celreeks kan aangeven, welke cel de eerste na het begin der proef ontstane is. De overlangsche insnijdingen moeten, om den bast te splijten, tot in het cambium en het jonge hout doordringen. Zij dooden daardoor de getroffene cambiumcellen. De samentrekking van den bast veroorzaakt een tangentiale verschuiving, die dicht bij de wonden natuurlijk het grootste is, en door deze verschuiving worden in den regel eveneens eenige cambiumcellen naast de insnijding verscheurd. Waar de cambiumcellen gedood zijn, houdt de normale houtgroei op. Een latere doorsnede door een proeftakje vertoont dus op de plaats der insnijding een bruin geworden plek, in welke de houtvorming op een bepaalden afstand van de as opgehouden heeft. Al is later de wond geheel gesloten, en buiten de genoemde bruine plek weer een nieuw cambium en een nieuwe hout-

laag ontstaan, toch blijft de bruine plek en de tangentiale spleet op de plaats van het gedoode cambium steeds zichbaar. Op zulke plaatsen worden dus de laatste vóór het begin der proef gevormde houtvezels, naar buiten toe, door geen andere opgevolgd, en men behoeft dus deze cellaag slechts in een met de jaarringen concentrische richting te vervolgen, om overal te weten, welke cellen de laatste vóór, en welke aangrenzende cellen de eerste na het begin der proef ontstane zijn. Gewoonlijk is het onderscheid in wijdte tusschen beide zoo groot, dat het vervolgen dezer grens zeer gemakkelijk is.

Om de bastdrukking te verhoogen, ging ik op de volgende wijze te werk: Een dun touw werd om een takje gewonden, en daarbij gezorgd, dat de windingen zoo nauw mogelijk aan elkander sloten. Het touw wordt daarbij zoo sterk mogelijk aangetrokken. Maakt men zulk een ligatuur over de lengte van een of meer cM., zoo kan hieronder genoeg hout groeien voor het latere mikroskopisch onderzoek. Soms gelukt het de ligatuur zoo sterk aan te trekken, dat reeds terstond de drukking op het cambium vermeerderd wordt. Gewoonlijk echter gelukt dit niet. In dit geval zal door den diktegroei de drukking voortdurend en snel toenemen, en wel veel sneller, dan wanneer alleen de rekbare bast het hout omgaf. Om te zorgen dat dit tijdstip steeds nog in den loop van denzelfden zomer intrad, maakte ik mijne ligaturen òf kort vóór, òf kort na het begin van den houtgroei; later gemaakte bleken in de meeste gevallen nutteloos te zijn. Ook deze proeftakjes werden in den regel na het afvallen der bladen, dus lang na het ophouden van allen houtgroei, afgesneden. Bij het mikroskopisch onderzoek kon men geen scherpe grens tusschen het normale hout en het proefhout verwachten. Daarentegen was het steeds zeker, dat de buitenste laag van den jaarring tijdens de aanzienlijkste verhooging der drukking gevormd was. Om dus den invloed der bewerking te leeren kennen, vergeleek ik den bouw van deze buitenste laag met dien van de normale buitenste lagen van denzelfden jaarring in hetzelfde takje, op eenigen afstand onder en boven de ligatur. Het verschil in bouw dezer beiden mocht aan de kunstmatig verhoogde bastdrukking worden toegeschreven.

Het hout onzer loofboomen bestaat uit houtvezels, uit vaten en uit houtparenchym. Het laatste vormt steeds verreweg het kleinste deel en is in vele houtsoorten in zoo geringe hoeveelheid voorhanden, dat het op dwarssneden moeilijk te vinden is. De vezels vormen de eigenlijke houtmassa; zij zijn in het binnenste deel van

elken jaarring vrij wijd en worden naar buiten toe enger, zoodat zij in het herfsthout geheel afgeplat schijnen; m. a. w. de radiale diameter der houtvezels is in het voorjaarshout groot, in het herfsthout klein, met betrekking tot de tangentiale afmetingen. Soms is deze overgang langzaam, soms vrij plotseling. De vaten zijn, alleenstaande of tot kleinere of grootere groepen vereenigd, tusschen de vezels verspreid. In het voorjaarshout zijn zij talrijk en wijd, naar buiten toe worden zij in elken jaarring zeldzamer en nauwer. Aan de afgeplatte houtvezels en aan de zeldzaamheid en de geringe wijdte der vaten heeft het herfsthout zijn groote dichtheid te danken, die het reeds voor het ongewapende oog van het voorjaarshout onderscheidt.

Het mikroskopisch onderzoek leerde, dat na een kunstmatige vermindering der bastdrukking houtweefsel gevormd wordt, hetwelk rijker aan vaten is, dan het kort te voren onder de normale drukking ontstane hout. Daarbij zijn de vezels in radiale richting krachtiger uitgegroeid en dus wijder, en zijn eveneens de vaten wijder dan in de voorafgaande houtlaag. Dit verschil is des te duidelijker op te merken, naarmate het voorafgaande hout engere houtvezels en nauwere en minder talrijke vaten bezit. Insnijdingen tijdens de vorming van het herfsthout leveren dus steeds het meest sprekende resultaat. Doch ook bij insnijdingen op elk ander tijdstip kan men den medegedeelden regel bewijzen, ofschoon groote wijdte der vezels en groote rijkdom aan vaten de uitkomst der in het voorjaar aangevangen proeven niet zelden onduidelijk maken. Afgeplatte houtvezels, weinig talrijke en enge vaten zijn daarentegen de kenmerken van het onder de ligaturen gevormde hout; kenmerken, waarin het met het normale herfsthout overeenkomt. Soms zijn de vaten zoo zeldzaam, dat in vaatrijke houtsoorten vrij groote gedeelten van het proefhout op de dwarssnede geen enkel vat vertoonen.

Uit deze zuiver empirische resultaten leid ik de beide volgende stellingen af:

1°. Hoe grooter de bastdrukking, hoe kleiner, onder overigens gelijke omstandigheden, de radiale diameter der houtvezels.

2°. Hoe grooter de bastdrukking, hoe kleiner, onder overigens gelijke omstandigheden, het aantal en de wijdte der vaten.

In het voorgaande hebben wij gezien, dat juist het verschil in den radialen diameter der houtvezels en in het aantal en de wijdte der vaten het voornaamste onderscheid tusschen het voorjaarshout en het herfsthout uitmaakt. Alle drie nemen in elken jaarring naar

buiten toe af. Bedenkt men daarbij, dat de drukking van den bast in den loop van den zomer steeds toeneemt, gelijk in het begin besproken werd, dan komt men tot de volgende conclusie:

3°. Het feit, dat de radiale wijdte der houtvezels en het aantal en de wijdte der vaten in de jaarringen van het hout van binnen naar buiten toe afnemen, wordt, door het voortdurend toenemen van de drukking van den bast, in het algemeen voldoende verklaard.

Hieruit volgt, dat de voornaamste kenmerkende eigenschappen van het herfsthout door de zeer hooge bastdrukking tijdens zijn ontstaan veroorzaakt worden. De in het begin besproken betrekking tusschen den bouw van het herfsthout en de bastdrukking is dus slechts het gevolg van de beide meer algemeene regels, die onder 1°. en 2°. vermeld werden.

Er vloeit echter nog een andere, belangrijke conclusie uit de in het voorgaande medegedeelde feiten voort, waarop ik nog met enkele woorden wensch opmerkzaam te maken. Het cambium onzer boomen bestaat uit een laag meest langwerpige, aan beide uiteinden toegespitste cellen, welke onderling geheel gelijk zijn. Toch ontstaat uit de eene een houtvezel, uit de andere een vaatcel, en deelt een derde zich door dwarsche tusschenschotten ter vorming van houtparenchymcellen. De vraag doet zich dus voor, welke oorzaak den celvorm bepaalt, die uit een gegeven cambiumcel ontstaan zal. Over deze vraag zijn tot nog toe geene onderzoekingen gedaan; in den regel neemt men den bouw eener houtsoort en de rangschikking en het betrekkelijke aantal harer vezels, vaten en parenchymcellen eenvoudig als specifiek gegeven aan. De betrekking echter, die wij boven leerden kennen, tusschen de bastdrukking en het aantal der vaten, werpt op deze vraag een eigenaardig licht. Wij mogen haar toch in de volgende bewoordingen uitdrukken: De kans om vaatcel te worden is voor een cambiumcel des te grooter, naarmate de bastdrukking geringer is. Omgekeerd zal in dezelfde mate de kans om houtvezel te worden kleiner zijn. M. a. w. de richting, waarin een cambiumcel zich differentieeren zal, hangt, behalve van andere oorzaken, ook van de bastdrukking af. Deze afhankelijkheid van een zuiver mechanische oorzaak maakt het waarschijnlijk, dat ook de andere oorzaken van mechanischen aard zijn; een gevolgtrekking die zich door uitvoerige beschouwingen en daarop steunende proeven rechtstreeks bewijzen laat, doch wier behandeling ik tot een latere mededeeling moet uitstellen.

In het voorgaande was steeds sprake van hout met vaten, dus

van dat van Dicotylen. Er blijft mij nog slechts over mede te deelen, dat ook bij het vaatvrije hout der *Coniferen* dezelfde regels gelden, natuurlijk voor zoo verre zij op de houtvezels betrekking hebben. Kunstmatige vermindering der drukking veroorzaakt ook bij hen het ontstaan van in radiale richting wijdere vezels; kunstmatige verhooging der bastdrukking de vorming van meer afgeplatte vezels. Ook bij onze dennen en sparren moet dus het onderscheid tusschen het voorjaarshout en het herfsthout beschouwd worden als een gevolg van het verschil in bastdrukking tijdens de vorming dezer beide houtlagen.

Amsterdam, Juni 1874.

(Maandblad voor Natuurwetenschappen, Jrg. 4, 1874, pag. 97.)

UEBER DEN EINFLUSS DES RINDENDRUCKES AUF DEN ANATOMISCHEN BAU DES HOLZES.

Vorläufige Mittheilung.

Bekanntlich hört in Stengelorganen mit Ende des Längenwachsthums allmählig auch die Längsspannung der Gewebepartien auf, und tritt an deren Stelle eine Querspannung [1]). Bei Holzgewächsen findet diese Querspannung hauptsächlich zwischen der Rinde und dem Holze statt. Demzufolge übt die Rinde während des Dickenwachsthums einen Druck auf das Cambium und das sich entwickelnde junge Holzgewebe aus. Den colossalen Kräften entsprechend, welche die Rindenspannung verursachen [2]), darf man annehmen, dass auch dieser Rindendruck ein sehr ansehnlicher sei. Er besitzt aber nicht zu jeder Jahreszeit die nämliche Grösse, sondern ist im Frühjahr, zur Zeit wo das Holz am stärksten durch Wasseraufnahme gequollen ist, sehr gross, wie man an dem Entstehen neuer Rindenrisse und an der Erweiterung der schon vorhandenen in dieser Jahreszeit sehen kann. [3]) Während der Blätterentfaltung verliert das Holz einen grossen Theil seines Wassers durch Verdunstung, es zieht sich zusammen und der Druck der Rinde wird geringer. Von dieser Zeit bis zum Abschluss der Holzbildung im Hochsommer muss eben durch das Dickenwachsthum der Druck wieder allmählig zunehmen.

Sachs [4]) stellte die Vermuthung auf, dass diesem zunehmenden Drucke der Unterschied zwischen dem anatomischen Bau des Frühlingsholzes und des Herbstholzes zuzuschreiben sei; es gelang mir die Richtigkeit seiner Meinung experimentell nachzuweisen. [5]).

Die Versuche über diesen Gegenstand habe ich später fortgesetzt und erweitert, und bin dabei zu dem Resultate gelangt, dass der erwähnte Satz eine Folge ist von allgemeineren Beziehungen zwischen dem anatomischen Bau des Holzes und dem

---

1) Kraus, die Gewebespannung des Stammes und ihre Folgen; Bot. Ztg. 1867 S. 105.

2) Kraus ibid. S. 141.

3) Sachs, Lehrbuch der Botanik. 1. Aufl. 1868 S. 409.

4) Sachs l. c.

5) Ueber den Einfluss des Druckes auf die Ausbildung des Herbstholzes, *Opera IV*, S. 1.

Rindendruck. Nach meinen Versuchen übt der Druck einen Einfluss auf drei Sachen aus: 1) die Zahl der Zelltheilungen im Cambium, 2) das radiale und tangentiale Wachsthum der angelegten Elementarorgane, und 3) das Zahlenverhältniss zwischen den verschiedenartigen Elementarorganen.

In der vorliegenden Mittheilung will ich diese Beziehungen in kurzen Sätzen aussprechen und die Versuche, aus denen ich sie ableite, kurz andeuten. Die ausführliche Beschreibung der Versuche und des anatomischen Befundes, sowie die kritische Begründung der hier mitzutheilenden Resultate wird demnächst an einem anderen Orte erscheinen.

Die Versuche wurden nach einer sehr einfachen Methode gemacht. In der einen Reihe wurde durch Längsschnitte der Rindendruck theilweise aufgehoben, in der anderen Reihe wurde dieser durch Ligaturen von Bindfaden künstlich erhöht. Die Versuche fingen zu verschiedenen Zeiten des Frühjahrs und des Sommers an; die Zweige wurden aber gewöhnlich erst im Winter abgeschnitten und der anatomischen Untersuchung unterworfen. Die Untersuchung erstreckte sich im Ganzen über etwa 40 Arten von Laubhölzern, welche sämmtlich ein gleiches Verhalten zeigten, wodurch die Annahme berechtigt wird, dass die mitzutheilenden Sätze für die Laubhölzer im allgemeinen Gültigkeit haben werden.

1) Die Zahl der Zelltheilungen im Cambium hängt von dem auf das Cambium einwirkenden radialen Druck ab; je grösser dieser Druck, desto geringer wird die Zahl der Zelltheilungen in jeder radialen Reihe in der nämlichen Zeit und unter sonst gleichen Umständen sein.

Bekanntlich hängt die Dicke einer Holzschicht von dem Druck der Rinde ab, unter dem sie entstanden ist[1]). Die so entstandenen Unterschiede in der Dicke können sehr ansehnliche sein, und die Beobachtung lehrt, dass dabei im allgemeinen die dünneren Schichten aus weniger Zellen bestehen als die dickeren. Einen schönen Beweis bekommt man, wenn man an Querschnitten eines Versuchszweiges den unter einer starken Ligatur entstandenen Jahrring vergleicht mit Theilen des nämlichen Jahrringes, welche in geringer Entfernung oberhalb oder unterhalb der Ligatur unter normalen Verhältnissen gewachsen sind. Oder wenn man die ansehnlichen Holzschichten betrachtet, welche entstehen können, wenn man während der Herbstholzbildung durch radiale Einschnit-

1) Nördlinger, Der Holzring als Grundlage des Baumkörpers 1871 S. 23.

te den Rindendruck künstlich vermindert. Hölzer, bei denen die Holzfasern auf dem Querschnitt in radialen Reihen regelmässig geordnet sind, eignen sich sehr zu solchen Versuchen, bei ihnen ist es leicht, die Zahl der Zellen einer radialen Reihe zu bestimmen; man findet nicht selten, dass unter künstlich erhöhtem Druck nur die halbe, unter künstlich vermindertem Druck die doppelte oder auch mehrfache Anzahl von Zellen gebildet wird.

2) Das Wachsthum (Streckung) der Elementarorgane des Holzes in radialer und tangentialer Richtung hängt von dem Druck ab, unter dem es stattfindet; je grösser dieser Druck, desto geringer ist diese Streckung.

Dieser Satz ergibt sich sowohl aus der Beobachtung des unter künstlich erhöhtem Druck gewachsenen Holzes, als aus dem Studium des unter künstlich verringertem Druck entstandenen. In dem ersteren ist der radiale Durchmesser der Holzfasern immer kleiner als in dem normalen Holze desselben Zweiges, das in einiger Entfernung von der Ligatur unter sonst gleichen Umständen gebildet worden ist. Auch sind in jenem Versuchsholze die Gefässe weniger weit als in dem normalen Holz. Bei einer künstlichen Verminderung des Rindendruckes durch radiale Einschnitte entsteht sofort, und meist scharf vom vorhergehenden Holzgewebe getrennt, eine Holzschicht mit radial weiteren Zellen und mit in jeder Richtung des Querschnitts grösseren Gefässen. Es ist dabei gleichgültig, zu welcher Zeit der Wachsthumsperiode des Holzes der Versuch anfängt.

Die mitgetheilte Beziehung zwischen der Streckung der Zellen des Holzes und dem Druck, unter dem sie stattfindet, ist in vollkommner Uebereinstimmung mit der Auffassung, welche von Sachs[1]) über die Ursache des Wachsthums der Zellhäute geltend gemacht wurde. Nach ihm spielt die Dehnung, welche eine wachsende Zellhaut durch den turgescirenden Zellinhalt erfährt, bei dieser Streckung eine sehr wichtige Rolle. Jede Ursache, welche dieser Dehnung entgegenwirkt, muss also nachtheilig auf das Wachsthum einwirken, wie dieses in meinen Versuchen mit dem Rindendruck der Fall war.

3) Das Verhältniss zwischen der Zahl der Gefässe und der der Holzfasern in einer Holzschicht hängt von dem Druck ab, unter dem

---

1) Sachs, Lehrbuch der Botanik. 4. Auflage S. 762.

diese Holzschicht entstanden ist; je grösser dieser Druck, desto geringer ist die relative Zahl der Gefässe.

Bei den Versuchen mit künstlich erhöhtem Druck zeigte sich das unter der Ligatur entstandene Holz immer ärmer an Gefässen als das normale Holz der nämlichen Art. Andererseits war die gleich nach dem Aufschneiden der Rinde durch radiale Längsschnitte entstandene Holzschicht immer reicher an Gefässen als das kurz vorher gebildete Holz. Bei Arten, deren Frühlingsholz einen Ring von Gefässen zeigt, gelang es mehrere Male, durch Längsschnitte eine Wiederholung dieses Ringes im mittleren oder äusseren Theil des Jahrringes herbeizuführen.

Man kann unserem Satz auch eine andere Fassung geben, indem man sagt „dass die Aussicht für eine Cambiumtochterzelle eine Gefässzelle zu werden, desto geringer ist, je grösser der Druck ist, unter dem sie sich entwickelt. In dem gleichen Maasse wird die Aussicht, sich zur Holzfaser auszubilden grösser sein. Es hängt also wenigstens in dieser Beziehung die morphologische Differenzirung im Cambium von einer äusseren Ursache ab. Nach einigen bis jetzt nur vereinzelt dastehenden Versuchen scheint der Druck auch auf das Zahlenverhältniss anderer Elementarorgane im Holze einen Einfluss auszuüben.

Gehen wir jetzt über zur Betrachtung des Einflusses, den der Rindendruck auf die Ausbildung des Herbstholzes ausübt. Nach den Untersuchungen von Sanio [1]) sind es hauptsächlich vier Ursachen welche die Jahrringe sichtbar machen. Unter diesen giebt es zwei, welche in keinem Laubholze fehlen, dessen Jahrringe überhaupt sichtbar sind, und zwei andere, welche nur bei einer geringen Anzahl von Arten beobachtet worden sind.

Die beiden allgemeinen Ursachen sind:

Das Abnehmen des radialen Durchmessers der Holzzellen von dem Inneren des Jahrrings nach aussen.

Das Abnehmen der Gefässe nach Weite und Häufigkeit in der nämlichen Richtung.

Zu den seltneren Ursachen, welche meist auch nur bei einer sehr genauen Untersuchung bemerkbar sind, gehören:

Das Auftreten solcher Elementarorgane im Herbstholz, welche in dem übrigen Theil der Jahrringe fehlen.

---

1) Sanio, Bot. Ztg. 1863 S. 393.

Die grössere absolute Dicke der radialen Zellwandungen im Herbstholze.

In Bezug auf die beiden zuerstgenannten Ursachen leuchtet ein, dass sie von dem veränderlichen Rindendruck abhängen können, und da nun wirklich dieser Druck durch das Dickenwachsthum fortwährend gesteigert wird, so muss diese Steigerung ihrerseits die beiden genannten Unterschiede zwischen Frühlings- und Herbstholz herbeiführen. Ich folgre also:

4) Die Thatsache, dass der radiale Durchmesser der Holzfasern, und die Anzahl und die Weite der Gefässe in jedem Jahrring des Holzes von innen nach aussen abnehmen, wird durch die stetige Steigerung des Rindendruckes während des Dickenwachsthums in genügender Weise erklärt.

Dieser, wie oben erwähnt, schon von Sachs aufgestellte Satz ist also als ein specieller Fall der allgemeinen, unter 2) und 3) mitgetheilten Sätze zu betrachten.

Was schliesslich die beiden zuletzt genannten Punkte betrifft, so lässt sich die Frage, ob auch sie von dem Rindendruck abhängen, noch nicht mit Sicherheit entscheiden. Nach einigen Versuchen mit *Carpinus Betulus* und *Corylus Avellana* lässt sich erwarten, dass spätere Untersuchungen auch hier eine Abhängigkeit von dem Druck werden auffinden lassen, da bei diesen Arten die Nothwendigkeit des Rindendruckes für die Entstehung der gefässähnlichen Tracheiden im Herbstholze nachgewiesen wurde.

(Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung, 1875, No. 7 S. 97.)

OVER DEN ANATOMISCHEN BOUW VAN WONDHOUT.

Iedereen kent de hout-aanzwellingen, welke zich in den loop der jaren om wonden in de stammen onzer boomen vormen. Een glad aan den stam afgehouwen tak, een ingesneden letter of andere figuur, kortom elke verwonding, die tot in het hout doordringt, is in den regel aanleiding tot het ontstaan der bedoelde aanzwellingen. Aan den rand der wond, gewoonlijk aan alle kanten te voorschijn tredende, drukken zij zich tegen de wondvlakte aan en maken deze door haren groei allengs kleiner, tot het haar, dikwijls eerst na vele jaren, gelukt, de wond geheel te sluiten.

Deze vergroeiing van wonden is voor het leven der boomen, maar vooral voor het gaaf blijven van hun hout, een zoo belangrijk proces, dat zij niet missen kon, de aandacht van vele natuuronderzoekers op zich te vestigen. Daardoor is onze kennis van dit onderwerp in vele opzichten zeer aanzienlijk te noemen; ongelukkig echter werd bij verreweg de meeste onderzoekingen voornamelijk gelet op den uiterlijken vorm en kwam de inwendige bouw slechts in zooverre in aanmerking, als deze met het ongewapend oog ontcijferd kon worden. Van de anatomische samenstelling der houtaanzwellingen weten wij nog slechts enkele hoofdzaken; fijnere bijzonderheden zijn daarvan niet bekend.

Deze hoofdzaken laten zich in de twee volgende stellingen uitdrukken. De richting der houtvezelen is niet, zoo als in gewoon hout, evenwijdig aan de as van den stam of tak, doch afhankelijk van den vorm der wond, meestal met haren rand min of meer evenwijdig loopend. De tweede stelling is, dat de houtvezels niet zelden kleiner zijn dan in gewoon hout. Zeer fraaie voorbeelden ter illustratie dezer regels leveren de spiraalvormige aanzwellingen, die men zoo dikwijls aan jonge boomen aantreft, wier stam door de kamperfoelie zóó zeer omslingerd is, dat zijn groei daardoor plaatselijk belemmerd wordt.

Een veel belangrijker leemte in onze kennis is echter het volledig gemis van onderzoekingen omtrent het allereerste ontstaan der hout-aanzwellingen. En toch is het duidelijk dat, om een juist begrip van haren bouw, niet alleen op zich zelf beschouwd, maar in verband met den normalen houtbouw, te verkrijgen, de

ontwikkelingsgeschiedenis de beste, zoo niet de eenige weg is.

Gewoonlijk meent men, dat de hout-aanzwellingen in het zoogenoemde callus-weefsel ontstaan. Dit weefsel toch ontstaat op versche wondvlakten in levende deelen van houtgewassen steeds, wanneer de omgevende lucht vochtig genoeg is. Onder deze omstandigheid draagt het krachtig tot het sluiten der wond bij. Het bestaat uit fijne, dunwandige, gewoonlijk ongekleurde cellen, die aanvankelijk alle aan elkander gelijk zijn. Eerst later kunnen er cellen in ontstaan, die in vorm in mindere of meerdere mate met houtvezels en houtvaten overeenkomen. In droge lucht, of wanneer de wondvlakte door eenige oorzaak afsterft, ontstaat geen callus; om welke reden men verreweg de meeste hout-aanzwellingen niet met dit weefsel in genetisch verband mag brengen.

Bij mijne onderzoekingen over de physiologische oorzaken, die den normalen diktegroei van boomen en heesters beheerschen [1]), stuitte ik op deze wondhoutvormingen; het was voor den gang van mijn onderzoek noodzakelijk hare ontwikkelingsgeschiedenis nauwkeurig te kennen. Eene oppervlakkige beschouwing van doorsneden door vrij jonge hout-aanzwellingen toonde eene zóó groote overeenkomst met den bouw van oudere aan, dat men besluiten mocht, dat de belangrijkste veranderingen reeds in den allereersten tijd na de verwonding plaats grijpen. Het was dus noodig dit allereerste begin nauwkeurig te kennen, vóór mijn onderzoek in physiologische richting verder kon gaan.

Ik trachtte daarom in de botanische litteratuur, die aan verhandelingen over de gevolgen van verwondingen van boomstammen en takken zoo rijk is, het antwoord op mijne vraag te vinden, doch bij een uitvoerige studie bleek het, dat deze vraag nog in het geheel niet behandeld was. Ik heb daarom gedurende de laatste jaren er naar gestreefd, den anatomischen bouw van wondhout door eigen onderzoekingen te leeren kennen, en mijne aandacht daarbij hoofdzakelijk op de eerste ontwikkelingsstadiën gevestigd. Terwijl ik mij voorbehoud, later de physiologische uitkomsten van dit onderzoek mede te deelen, wensch ik thans slechts de anatomische resultaten in korte trekken te schilderen [2]).

Het was voor mijn doel noodzakelijk, wondhout der meest ver-

---

1) Over den invloed der bastdrukking op den bouw der jaarringen, *Opera IV*, bladz. 7.

2) Eene uitvoerige beschrijving van den anatomischen bouw van wondhout, door de noodige afbeeldingen toegelicht, hoop ik binnen korten tijd in het tijdschrift Flora het licht te doen zien.

schillende wonden te kunnen vergelijken, ten einde te weten, in hoeverre de aard der wond op den bouw van het wondhout invloed heeft. Daar het onderzoek tegelijkertijd over talrijke soorten van boomen en heesters moest uitgestrekt worden, teneinde de meest geschikte soorten voor de verschillende verwondingen te kunnen vinden, besloot ik mijne proeven, ten minste voor verreweg het grootste gedeelte, met jonge takken te nemen. Deze moesten in den loop van den zomer kunstmatig verwond worden en eerst na afloop der normale houtvorming, liefst eerst in het begin van den daarop volgenden winter, van de boomen afgesneden en voor het mikroskopisch onderzoek ingezameld worden. Door de welwillende hulp van Prof. Oudemans werd het mij mogelijk het aanzienlijke materiaal, dat ik noodig had, te verkrijgen; hij stelde mij in de gelegenheid mijne proeven in den Hortus te Amsterdam op ruime schaal ten uitvoer te brengen. In den loop van dezen zomer werden de proeven te Würzburg voortgezet.

Reeds in het eerste jaar van mijn onderzoek bleek het, dat de bouw van wondhout schijnbaar zóó onregelmatig is, dat het in vele gevallen niet mogelijk scheen daarin regelmaat te ontdekken. Doch onder talrijke verwonde takjes bevonden zich weldra enkele, bij welke het gelukte de regels naar welke wondhout gevormd is, op te sporen, en toen deze eenmaal bekend waren, was het niet moeielijk ze overal terug te vinden.

Daarbij bleek het, dat de anatomische bouw van het in den eersten tijd na de verwonding gevormde wondhout bij alle onderzochte boomsoorten[1]) *dezelfde is. Verder is deze bouw eveneens onafhankelijk van den aard der wonde, verondersteld dat deze het ontstaan van wondhout ten gevolge heeft. Bij verscheidene soorten van wonden toch ontstaat geen wondhout. De later ontstaande lagen van het wondhout verschillen in ondergeschikte punten van elkander naar gelang van de wijze, waarop de wond geneest.* Is eene wond door middel van callus spoedig gesloten en genezen, dan volgt op het abnormaal gebouwde wondhout spoedig weer normaal hout. Blijft de wond open, dan vertoonen de hout-aanzwellingen aan haren rand nog langen tijd in meerdere of mindere mate den bouw van wondhout. De allerbinnenste, meestal dunne laag van het wondhout wijkt in haren bouw het sterkste van normaal hout

---

1) Ten minste bij de tweezaadlobbige boomen en heesters; coniferen vertoonen natuurlijk afwijkingen, die ik hier echter niet verder wensch te bespreken.

af; de later afgezette lagen vertoonen eene des te grootere overeenkomst met gewoon hout, naarmate zij later ontstaan zijn. *De binnenste laag onderscheidt zich door de volgende kenmerken. Zij bezit geen houtvezels en geen wijde vaten*, de beide elementen, die in den bouw van gewoon hout, gelijk bekend is, verreweg de belangrijkste rol spelen. *Haar weefsel bestaat uit houtparenchym en enge vaatcellen. In de onmiddellijke nabijheid van de wond zijn de cellen van het wondhout abnormaal klein;* vlak bij de wond even hoog als breed, verder af iets langer, nog verder nemen zij steeds in lengte toe, totdat zij, reeds op korten afstand, de normale lengte bereiken, die zij dan over het grootste deel van deze laag van het wondhout behouden. Het is noodig op te merken, dat de grootste afstand van de wondvlakte, waarop nog wondhout wordt waargenomen, slechts enkele centimeters bedraagt.

Na deze mededeeling der meest algemeene resultaten van mijn onderzoek ga ik er toe over, de afzonderlijke reeksen van proeven te bespreken, die elk de studie van eene bepaalde soort van wond ten doel hadden. Gelijk reeds medegedeeld werd, heb ik voornamelijk wonden onderzocht, die ik zelf gemaakt had, van welke ik dus den tijd, waarop zij gemaakt waren, even als haren vorm in het eerste oogenblik, nauwkeurig kende. Deze beperking had echter voornamelijk ten doel, de meest eenvoudige soorten van wonden het uitvoerigst te onderzoeken, ten einde uit de daardoor verkregen kennis de meer ingewikkelde gevallen des te gemakkelijker te kunnen verklaren.

Ik begin met het meest typische geval.

1. *Smalle dwarsspleten, welke zich door callus snel en volledig sluiten.* Maakt men in het voorjaar met een scherp mes in een takje eene dwarsche, tot op het hout gaande insnijding, zonder daarbij een gedeelte van den bast weg te nemen, zoo is deze wond het eenvoudigste geval, dat voor het onderzoek van wondhout geschikt is. Het eerste gevolg van zulk eene verwonding is, dat vlak boven en vlak onder de wond de diktegroei (houtvorming) wel voortgaat, maar dat het nieuw ontstaande hout een abnormalen bouw aanneemt. Dicht bij de wonden deelen zich de cambiumcellen, die gewoonlijk lang en smal zijn, door dwarswanden in kleinere cambiumcellen; hoe dichter bij de wond, hoe grooter het aantal der dwarswanden en dus ook dat der nieuw gevormde zustercellen in elke oorspronkelijke cambiumcel is. Het houtweefsel bestaat dus in dit gedeelte eveneens uit abnormaal korte cellen, die daarbij hoofdzakelijk parenchymatische elementen

zijn, tusschen welke andere cellen voorkomen, die, in vorm aan de overige gelijk, van deze door het bezit van hofstippels gelijk die der vaten, in het oog loopend afwijken. Iets verder dan dit kortcellige hout van de wond verwijderd vormt zich gelijktijdig hout, welks cellen de normale lengte hebben, in welks cambium dus geene dwarsdeelingen hebben plaats gevonden. Het bestaat echter evenzeer alleen uit houtparenchym en uit daarmede in vorm overeenkomende, doch als vaten gestippelde cellen; slechts enkele ware vaten komen daartusschen voor; deze zijn echter steeds zeer nauw. Wijde vaten en houtvezels komen ook hier in het wondhout niet voor. Op verderen afstand van de wond ziet men deze echter in de gelijktijdig afgezette houtlaag optreden, en nog verder hebben zij zóó de overhand, dat hier de grens van het wondhout bereikt wordt.

Te gelijk met de afzetting van deze allereerste laag van het wondhout vult zich nu de spleet, die door samentrekking van den bast rondom de wonde ontstaan is, met callus-weefsel. Is dit geschied, dan vormt zich in dit weefsel een cambium, dat zich naar alle zijden aan het bestaande cambium aansluit. Dit nieuwe cambium bestaat uit cellen, die even hoog als breed zijn, en komt daarin met het naast aangrenzende wond-cambium overeen.

De nu volgende wondhoutlagen strekken zich over de eerste laag en over het geheele callus-weefsel uit. Dáár, waar de lengte der cellen onveranderd gebleven was (op eenigen afstand van de wond), wordt nog maar een dunne laag hout van afwijkenden bouw afgezet; het verder ontstaande hout vertoont weder de gewone eigenschappen. In het kortcellige wondcambium en in het callus-cambium gaat dit echter niet zoo spoedig; de eerst volgende lagen gelijken nog zeer op de allereerste, en bestaan dus slechts uit parenchymatische en vaatachtige cellen. Zoodra echter overal uit het callus-cambium zulk een weefsel gevormd is, en de vaatachtige cellen daarin overal vrij veelvuldig optreden, begint de vorming van houtvezels. Op dit oogenblik is het cambium nog kortcellig, en deze houtvezels zijn dan vele malen kleiner dan de normale, zoodat hier weer een nieuwe, eigenaardige vorm van wondhoutweefsel optreedt. Nu echter groeien de cambiumcellen langzamerhand aan; daarmede overeenkomstig bestaat elke volgende houtlaag uit lagere elementen, totdat eindelijk de normale bouw weêr bereikt wordt. Dan is de vorming van wondhout natuurlijk afgeloopen en de wond dus volledig vergroeid. Slechts een kleine

verhevenheid blijft dikwijls nog over, die echter later geheel verdwijnen kan.

2. *Schuine, smalle spleten*, welke zich evenzoo door callus sluiten, vertoonen dezelfde verschijnselen. En evenals bij dwarsspleten slechts boven en beneden de wonde wondhout ontstaat, maar niet zijdelings van haar, evenzoo vindt men, dat bij schuine insnijdingen het wondhout, op dwarssneden gezien, zich beiderzijds slechts zoover uitstrekt, als de projectie der schuine wond op de onderzochte dwarssnede.

3. *Overlangsche, smalle strepen*, welke nauwkeurig evenwijdig aan de as van den tak loopen, veroorzaken geen wondhoutvorming, zoo als naar het voorgaande te verwachten was. Haar invloed beperkt zich tot eene vermindering der bastdrukking, waardoor, gelijk ik vroeger aantoonde[1]), wijdcelliger en vaatrijker hout ontstaat.

4. *Breedere, dwarsche en schuine wonden*, die zich niet volkomen door callus sluiten, komen in haar allereerste gevolgen met de onder N°. 1 beschrevene wonden overeen. In de later gevormde lagen wordt echter de richting der houtvezels schuin, aan den wondrand min of meer evenwijdig, of wel in eene gelijkmatig gebogen lijn om deze loopende[2]). Tot deze groep behooren ook de spiraalvormige wonden, evenals verreweg het grootste aantal natuurlijke verwondingen.

5. *Ringwonden zonder callus-vorming* zijn in hare eerste-werking weer gelijk aan andere dwarswonden, maar vertoonen deze bijzonderheid, dat de op elkander volgende lagen van wondhout aan hare bovenzijde langen tijd denzelfden bouw behouden als de allereerste, dat er dus vrij dikke lagen hout zonder vezels en wijde vaten afgezet worden.

6. *Ringwonden met callus aan den bovenrand* sluiten zich weder aan N°. 1 aan; de wondhoutvorming gaat snel tot het vormen van korte houtvezels over en zet zich in het callus-weefsel zoo ver mogelijk voort.

Aan de onderzijde van ringwonden blijft het wondhout steeds zeer dun en komt in bouw met de eerste laag van het aan de bovenzijde gevormde wondhout geheel overeen.

---

1) *Opera IV*, bladz. 7.

2) De vroegere verklaring van dit geval, als zou de nieuwe richting der vezels door de veranderde richting van den in den bast „afstijgenden sapstroom" veroorzaakt worden, is, met de wederlegging van de hypothese omtrent het bestaan van zulk een sapstroom, natuurlijk vervallen.

7. *Afscheuren van den bast.* Gelijk bekend is, laat de bast in den zomer gemakkelijk van het hout los. Daarbij blijft het cambium aan den bast, en wordt, zoo men voorzichtig te werk gaat, niet verwond. Splijt men door twee overlangsche, tegenover elkander liggende insnijdingen over eenige decimeters den bast van een tak in twee helften, buigt men nu den tak zóó, dat een der beide bastreepen concaaf wordt, zoo kan men dezen zonder verdere verwonding van het hout aflichten. Bij het terugbuigen van den tak sluit zich de bast weer aan, en beschut men nu de wondvlakten tegen uitdrogen, zoo toont later het mikroskopisch onderzoek, dat deze geheele operatie geen vorming van wondhout ten gevolge heeft gehad. Heeft men daarentegen aan den afgelichten bastreep het cambium dwars verwond, of wel den geheelen reep dwars doorgesneden, zoo vindt men later boven en beneden deze dwarswond wondhout, op grooteren afstand echter weder normaal hout. Gelijk bij de geringe drukking, waaronder zich dit hout vormt, te verwachten is, is het zeer wijdcellig en vaatrijk.

8. *Verwonding der buitenste bastlagen.* Men kan den bast zoo diep wegsnijden, als men wil, dit veroorzaakt geen ontstaan van wondhout, zoo men slechts zorgt het cambium niet te verwonden.

Vergelijken wij al deze reeksen van proeven, zoo zien wij, dat slechts aan dwarsche en schuine, het cambium treffende wonden wondhout van den boven beschreven bouw ontstaat, en wel slechts in een richting naar boven en naar onderen van de wonde uit, maar niet zijdelings. Ontstaat bij andere wonden callus, dan kan zich hierin natuurlijk ook wondhout vormen. De eerste wondhoutlaag is bij alle wonden, bij welke zij ontstaat, op gelijke wijze gebouwd; hare algemeene kenmerken zijn reeds boven opgegeven. De volgende wondhoutlagen hebben, bij eene snelle sluiting der wonde door callus, de gewone (aan de as van den tak evenwijdige, of slechts radiaal naar buiten gebogene) richting; bij langen tijd open blijvende wonden loopt deze richting echter rondom de wond. Haar bouw is echter, onafhankelijk van de richting der cellen, bij alle wonden dezelfde.

Würzburg, Nov. 1875.

(Maandblad voor Natuurwetenschappen, Jrg. 6, 1875, blz. 53.)

DE L'INFLUENCE DE LA PRESSION DU LIBER SUR LA STRUCTURE DES COUCHES LIGNEUSES ANNUELLES.

I.

Introduction.

Le fait que l'épaisseur des couches annuelles dépend de la pression que le liber a exercé sur elles lors de leur formation, est depuis de longues années si généralement connu, qu'il serait superflu de l'appuyer de nombreuses citations, tirées des écrits anciens ou modernes concernant l'accroissement en diamètre de nos arbres [1]. La diminution qu'éprouve la croissance du bois lorsque le tronc ou les branches ont été entourés d'un cercle de fer, ou lorsque le chèvrefeuille les étreint de ses spires, est un phénomène que tout le monde a journellement l'occasion d'observer. D'un autre côté, on sait que les incisions longitudinales, employées comme moyen de favoriser l'accroissement en épaisseur des tiges et des branches, constituent en arboriculture une pratique courante, qui trouve surtout son application chez les arbres à fruit, et à laquelle on a aussi assez souvent recours pour la greffe, lorsque, sans cette précaution, la greffe et le sujet se développeraient inégalement dans le sens transversal. [2] Il serait facile d'ajouter une foule d'autres observations conduisant à la même conséquence [3].

Cette relation entre l'épaisseur des cercles annuels et la pression du liber est tout ce que l'on sait jusqu'ici, d'une manière certaine, au sujet de l'influence que cette pression exerce sur la croissance du bois. La possibilité que cette influence s'étende encore à

---

1) Le résumé le plus complet et le plus précis des phénomènes en question se trouve dans l'ouvrage de M. Nördlinger, Der Holzring als Grundlage des Baumkörpers, 1871.

2) Voir, entre autres, P. Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Berlin, 1874, pag. 156, 157.

3) Je rappellerai, par exemple, les expériences de Knight (Philos. Transact., 1803) relatives à l'influence du vent sur l'accroissement en épaisseur des arbres, et l'explication de ce phénomène donnée par Kraus (Bot. Ztg., 1867 p. 132) et par Sachs (Lehrbuch der Botanik, 4e éd., pag. 785).

d'autres propriétés que l'épaisseur est restée pour ainsi dire inaperçue. Dans toute la littérature, d'ailleurs si riche, dont l'accroissement en diamètre de nos arbres et la structure du bois forment le sujet, je ne connais qu'une couple de conjectures ayant trait à ce côté de la question.

L'une d'elles a été émise par M. Kraus, qui, après avoir parlé des expériences de Knight, rappelées dans la note ci-dessous, et des effets de la pression du liber sur le mouvement des matières nutritives dans la tige, dit: „Le bois et ses éléments ont-ils aussi quelque rapport de dépendance avec la pression du liber? C'est ce que pour le moment il est impossible de décider, bien que, d'après les expériences sus-mentionnées de Knight, relatives à l'influence de la pression du liber sur l'épaisseur des couches annuelles, la chose paraisse probable" [1]).

La seconde conjecture, beaucoup plus importante que cet énoncé très général, est celle de M. Sachs, suivant laquelle la différence de structure entre le bois du printemps et celui de l'automne doit être attribuée à la pression, successivement croissante durant la phase d'activité, du liber sur le cambium et sur le bois. Cette opinion a été exprimée pour la première fois par M. Sachs dans la 1ère édition de son *Lehrbuch der Botanik* (1868, p. 409.) D'après les conseils de ce savant, j'ai fait à ce sujet, dans l'été de 1871, quelques expériences, qui ont confirmé en général les vues que je viens de citer[2]).

Ces expériences ont fait naître chez moi la présomption que la règle en question n'était qu'un cas particulier d'une règle plus générale, concernant l'influence de la pression du liber sur la structure des couches concentriques annuelles. Pour vérifier cette idée, j'ai exécuté, pendant les années 1872 à 1874, une longue série d'expériences dans le jardin botanique d'Amsterdam. Elles ont eu lieu d'après deux méthodes différentes: 1° la diminution artificielle de la pression du liber, au moyen d'incisions longitudinales, et 2° l'augmentation artificielle de la pression du liber, au moyen de l'enveloppement avec une corde mince. Outre la confirmation constante de la règle que l'épaisseur des couches annuelles dépend de la pression libérienne, mes expériences ont fourni la preuve d'une influence de cette pression sur la structure

1) Kraus, Bot. Ztg., 1867, pag. 142.

2) Ueber den Einfluss des Druckes auf die Ausbildung des Herbstholzes, *Opera IV*, pag. 1; voir aussi Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4e éd., 1874, pag. 784.

anatomique du bois. Cette influence est la même chez toutes les espèces ligneuses qui ont été soumises à l'examen; on peut la formuler dans les deux propositions suivantes:

1°. *Le diamètre radial des fibres ligneuses dépend de la pression exercée par le liber durant leur formation; plus cette pression est grande, plus est petit le diamètre radial.*

2°. *Le nombre et la largeur des vaisseaux qui existent dans une couche ligneuse dépendent de la pression exercée par le liber durant la formation de la couche; plus cette pression est grande plus sont petits le nombre et le diamètre des vaisseaux.*

Mon travail ne vise que les végétaux dicotylés; toutefois, la première des deux propositions énoncées s'applique aussi aux conifères.

La description des expériences dont je déduis ces propositions trouvera place dans le troisième chapitre du présent Mémoire 1). Appuyé sur ces résultats empiriques, sur la connaissance des effets de la pression par rapport à l'épaisseur des couches annuelles, et sur celle de différents autres faits, qui seront communiqués plus loin, j'essaierai ensuite de dégager quelques-unes des lois qui régissent l'accroissement du bois; la lecture du quatrième chapitre permettra de juger jusqu'à quel point ce but a été atteint.

Pour la partie anatomique de mes recherches, les Mémoires de M. Sanio 2) m'ont été d'un grand secours. Grâce en effet à cet éminent observateur, la connaissance de la structure du bois est parvenue dans ces dernières années à un tel degré de clarté et de perfection, que l'étude physiologique de l'accroissement en épaisseur peut s'y appuyer avec confiance, comme sur une base large et solide. Pénétré de la haute valeur de ces travaux, je me conformerai à la nomenclature introduite par M. Sanio. Seulement, pour la facilité, je conserverai l'ancienne expression de *cellules* ou *fibres ligneuses*, qui comprend les deux formes distinguées par lui sous le nom de fibres libriformiennes et de trachéides fibreuses. Le fait que dans mes recherches ces deux formes ont toujours paru obéir aux mêmes lois, peut justifier ce léger écart. En outre, je réunirai les cellules-vaisseaux étroites et les trachéi-

---

1) Une communication préliminaire à ce sujet a déjà été donnée dans *l'Opera IV*, pag. 7.

2) Sanio, Vergleichende Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers, dans Bot. Ztg., 1863, pag. 85; Vergleichende Untersuchungen über die Zusammensetzung des Holzkörpers, dans Bot. Ztg. 1863, pag. 357, et plusieurs autres Mémoires, de date plus ancienne ou plus récente.

des vasculaires sous le premier de ces deux noms. Leur distinction n'est pas possible sur une coupe transversale, et sur une coupe longitudinale elle ne saurait être étendue à toutes les cellules; elle ne se laissait donc pas employer dans mes recherches. Cela ne constitue d'ailleurs aucun défaut réel, comme on peut s'en convaincre par les travaux mêmes de M. Sanio. Il en résulte, en effet, que ces deux formes sont soumises à des lois identiques, ou presque identiques, puisque la seconde n'est qu'une modification imperforée de la première, ne se trouve jamais que dans son voisinage, et par conséquent en dépend entièrement quant à sa dispersion 1).

Je suis heureux d'offrir ici un témoignage public de ma reconnaissance à Monsieur le professeur C. A. J. A. Oudemans, d'Amsterdam, pour la bienveillance avec laquelle il a mis à ma disposition, durant mon séjour en cette ville, les plantes ligneuses du jardin botanique, et m'a autorisé à en faire tel usage que l'exigeaient mes recherches.

II.

La pression du liber et les causes de sa variabilité.

Au sujet de la tension que subit le liber de la part du corps ligneux auquel il sert d'enveloppe, nous possédons un travail circonstancié de M. Kraus 2), où est démontrée l'existence de cette tension, tant dans les différentes parties de l'arbre que pendant les différentes phases de la période de croissance de la tige et des branches, et où la dépendance, qui lie l'intensité de cette tension à différentes causes, est étudiée avec soin. Il va sans dire que la pression, que le liber exerce à son tour sur le bois, est en relation intime avec cette tension, et, en général, augmente ou diminue avec elle. M. Kraus ne donne pas de valeurs absolues pour la grandeur de cette tension, mais, d'après tout ce qu'il a vu, il se croit pleinement autorisé à affirmer que les forces mises ici en jeu sont réellement énormes 3).

---

1) Sanio, Bot. Ztg., 1863, pag. 117.

2) G. Kraus, Die Gewebespannung des Stammes und ihre Folgen, dans Bot. Ztg., 1867, pag. 105.

3) Kraus, l. c., pag. 141.

L'expérience fondamentale qui sert à M. Kraus à rendre palpable et mesurable la tension entre le bois et le liber, ou, plus généralement, la tension transversale entre des éléments de tissus, est la suivante. On coupe sur une tige ou sur une branche une rondelle transversale, dont on enlève le liber sous forme d'anneau complet, mais fendu d'un côté. Si alors on remet l'anneau de liber à sa place primitive, autour du disque central, on trouve qu'il est devenu trop petit pour entourer celui-ci en entier, ses deux extrémités restant à une certaine distance l'une de l'autre. La grandeur de cette distance dépend naturellement de la rétraction que le liber a éprouvée au moment de son isolement, et elle peut par conséquent servir de mesure pour la tension dans l'état d'intégrité des parties.

Une manière encore plus simple de mettre en évidence la tension transversale consiste à pratiquer sur des branches, à l'époque de la croissance active du bois, des incisions longitudinales. Par suite de la contraction tangentielle, on voit ces incisions s'élargir immédiatement en plaies béantes.

L'intensité de cette tension transversale, selon M. Kraus, n'est maintenant la même ni dans tous les temps ni pour toutes les parties d'un arbre, mais elle éprouve des variations qui dépendent de causes diverses. Quant à la distribution locale de la tension sur la tige et les branches de l'arbre, on peut poser en général la règle suivante: L'intensité de la tension, à partir de l'extrémité des derniers rameaux, augmente successivement à mesure qu'on descend, atteint un maximum dans les branches de plusieurs années, et présente ensuite des alternatives diverses dans les branches et dans la partie coronale du tronc. Immédiatement au-dessous de la couronne, on trouve dans le tronc de nouveau un maximum, partir duquel l'intensité décroît d'une manière continue vers le bas. La cause de ces différences est cherchée par M. Kraus en partie dans l'accroissement annuel du bois, en partie dans la production du liége et dans le fendillement ou la desquamation de l'écorce. Dès la seconde année de leur existence, les rameaux de la plupart des arbres ont perdu leur épiderme, à la place duquel s'est substitué du périderme; cette couche subéreuse est bien remplacée continuellement par des couches nouvelles, mais la faible croissance du parenchyme libérien durant les premières années ne permet pas au liber, considéré dans son ensemble de s'élargir beaucoup. D'un autre côté, l'accroissement du bois, précisément pendant ces premières années de l'existence des

branches, est très considérable, et ces deux causes réunies déterminent par conséquent une augmentation notable de la tension du liber. Il suit de là un fait important pour la méthode de mes experiences, à savoir, que de jeunes branches, prises dans les années où l'accroissement en épaisseur est particulièrement actif, conviennent très bien pour l'étude expérimentale de l'influence exercée par la pression libérienne. La diminution de la tension transversale dans le tronc, du haut vers le bas, est due, suivant M. Kraus, à la production de fentes longitudinales dans d'écorce, comme chez le chêne, l'orme, le bouleau, ou à la chute de plaques d'écorce, comme chez le platane. Ces deux causes, en effet, élargissent le liber. Par suite, le maximum de la tension libérienne correspond à peu près à la limite de ces productions corticales, ce qui nous donne le moyen de déterminer approximativement, à la simple vue, le siége de cette tension maximum.

L'intensité de la tension présente ensuite une période diurne et une période annuelle. La connaissance de la première n'a aucune importance pour le but que nous nous proposons; la période annuelle, suivant M. Kraus, dépend de la température, avec laquelle s'élève ou s'abaisse la tension. La question de savoir si cette période annuelle est encore soumise à d'autres influences n'a pas été étudiée par M. Kraus. Pourtant il y a plusieurs choses dont il faut ici tenir compte, et, en premier lieu, la croissance annuelle du bois, qui doit occasionner une augmentation successive de la pression libérienne durant la période d'accroissement. Cette augmentation est, sinon la cause unique, au moins une des causes principales de l'arrêt que subit l'accroissement transversal en été ou en automne. Je déduis cette conclusion du fait que, en supprimant par des moyens artificiels, après la production normale du bois, la pression du liber, je suis parvenu, chez beaucoup d'espèces ligneuses, à faire développer de nouveau bois. Il est vrai que celui-ci ne formait généralement qu'une couche très mince, mais le fait n'en est pas moins suffisant pour établir la conclusion ci-dessus énoncée. Les couches ligneuses assez épaisses qu'on obtient en fendant longitudinalement l'écorce *pendant* la formation du bois autumnal, couches qui sont représentées sur plusieurs de mes figures (fig. 4, 6, 7 et 9, entre *bb* et *cc*.), fournissent un autre argument en faveur de cette conclusion.

En second lieu, les anciennes fentes du liber s'agrandissent et il s'en forme de nouvelles, d'après M. Sachs[1]), surtout au prin-

1) Sachs, Lehrbuch der Botanik, le éd., 1868, pag. 409.

temps, peu avant le début de la formation du nouveau bois. Une des causes de ce phénomène est la dilatation du corps ligneux, qui à cette époque peut absorber beaucoup d'eau puisée dans le sol, tandis qu'il ne perd que de faibles quantités d'humidité par l'évaporation, les feuilles n'étant pas encore développées. Par suite de cette dilatation du corps ligneux, le liber subit des déchirures et est élargi d'une façon définitive; lorsque ensuite, après le déploiement des feuilles, le corps ligneux se contracte de nouveau par la perte d'humidité 1), la tension entre le bois et le liber doit nécessairement diminuer beaucoup. De là, par conséquent, une pression faible du liber au moment de la formation du bois printanier. L'influence des alternatives d'humidité et de sécheresse, de même que des alternatives de hautes et de basses températures, sur la production des fentes dans le liber, est d'ailleurs un fait général et bien connu des arboriculteurs 2); aussi, lorsque des arbres croissent par exemple dans un sol imbibé d'eau, et que par conséquent, en l'absence de grandes variations d'humitité et de sécheresse, ils ne peuvent pas s'affranchir eux-mêmes de la pression trop forte du liber, on leur vient fréquemment en aide, dans les pépinières, en faisant des incisions longitudinales au liber, ou en y coupant de longues lanières 3).

En considérant l'ensemble de ces diverses causes, nous pouvons en déduire le tableau suivant des variations de la pression libérienne dans le cours de l'année.

L'augmentation d'épaisseur que le tronc et les branches de nos arbres éprouvent durant leur croissance distend continuellement, dans le sens tangentiel, la couche de liber qui les entoure. Le liber étant élastique, il oppose une résistance à cette distension et exerce ainsi une pression sur le cambium. Lorsque la limite d'élasticité du liber est dépassée, par suite d'une tension très forte, agissant de concert avec des variations considérables dans le degré d'humidité et de température de l'arbre et surtout des couches libériennes extérieures, cette tension disparaît partiellement, en même temps qu'il se forme des déchirures longitudinales dans les couches externes du liber. La production de ces déchirures et l'agrandissement de celles qui existaient déjà s'observent surtout au premier printemps, époque où les tiges absorbent déjà

1) Voir, sur les variations annuelles de l'humidité du corps ligneux des arbres: Hartig, dans Bot. Zeitg., 1858, p. 334, et Nördlinger, Forstbotanik, p. 90.
2) Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Berlin, 1874, pag. 156.
3) Ibid.

beaucoup d'eau, mais où, les bourgeons étant encore fermés, cette eau n'est pas éliminée de nouveau par les feuilles. Ainsi imbibés d'eau, le bois et les couches internes du liber se dilatent fortement, ce qui entraîne la rupture des couches externes. Bientôt les feuilles s'épanouissent et commencent à évaporer activement. Elles débarrassant ainsi le tronc et les branches de l'eau surabondante qui les pénétrait, d'où résulte une réduction de la cause productrice des fentes du liber, et par conséquent aussi un décroissement considérable de la pression du liber. C'est dans ces conditions de pression libérienne faible que commence la formation du bois. Ensuite, à raison de l'augmentation successive d'épaisseur de cette jeune couche ligneuse, la distension tangentielle des couches du liber, et conséquemment leur pression, doivent de nouveau croître de plus en plus dans le courant de l'été. Le dessèchement de la couche corticale, à cette époque, doit agir dans le même sens. Finalement, la pression exercée sur le cambium deviendra si forte, que toute croissance ultérieure sera impossible; pour les branches minces de nos arbres, cela arrive ordinairement en juillet ou en août.

Nous pouvons donc conclure ainsi:

Au printemps, au moment où le jeune bois commence à se former, la pression du liber est faible; pendant l'été elle augmente progressivement, et elle finit par devenir assez grande pour empêcher, dans les conditions alors existantes, tout nouvel accroissement du bois.

La première partie de cette proposition a déjà été énoncée par M. Sachs[1]), qui s'en est servi pour expliquer la différence entre le bois printanier et le bois automnal (Voir pag. 27). Il serait à souhaiter que les diverses considérations sur lesquelles cette proposition repose fussent soumises à une vérification expérimentale approfondie, afin que, élevée au rang de règle empirique démontrée, elle puisse être employée en parfaite sécurité dans les recherches ultérieures.

---

1) Sachs, Lehrb. d. Bot., p. 784.

III.

Description des expériences.

1e Série.

Formation du bois sous pression libérienne artificiellement réduite.

(Pl. I—V, fig. 1—10).

Méthode expérimentale. Pour ces expériences j'ai pris de jeunes branches (âgées de 2—6 ans), auxquelles je faisais, à l'époque de la croissance du bois, des incisions longitudinales. Un petit nombre de pareilles incisions, pratiquées à la même hauteur et de différents côtés, suffisaient pour amoindrir notablement, sur toute la circonférence, la pression du liber. Les jeunes branches restaient sur l'arbre jusque après la chute des feuilles; elles étaient alors coupées, et conservées en vue de l'examen microscopique.

Les incisions longitudinales formaient ordinairement des plaies béantes; leur influence sur la pression du liber et la manière dont elles se fermaient méritent d'être indiquées en premier lieu. En général, mes incisions avaient une longueur de quelques centimètres, et elles étaient au nombre de 4—6, distribuées, à la même hauteur, sur les différents côtés de la branche. Je les plaçais à des distances différentes l'une de l'autre, afin de faire varier le degré de diminution de la pression. Plus, en effet, deux plaies seront rapprochées, plus sera complète, dans l'intervalle qui les sépare, l'abolition de la pression. Deux plaies juxtaposées recevaient une longueur double de celle des autres; une coupe transversale de la branche, faite à la hauteur où se trouvaient seulement ces deux plaies, permettait alors de comparer les résultats d'une diminution très forte et d'une diminution très faible de la pression; ces deux extrêmes étaient en outre liés entre eux par un passage insensible. Presque toujours les plaies pénétraient à travers le cambium jusque dans le bois; mais, là même où cela n'avait pas eu lieu, la diminution de la pression était encore suffisante pour produire, à un degré moindre bien entendu, les effets qui seront décrits ci-dessous.

Les plaies ainsi faites guérissent bientôt, et de la manière la plus complète lorsque l'air ambiant est humide. Dans ce cas, la fente du liber se remplit d'un tissu cicatriciel, à la formation duquel prennent part toutes les cellules vivantes du pourtour de

la plaie. Dans les couches extérieures de ce tissu cicatriciel apparaît bientôt une petite couche subéreuse, qui s'unit par les bords avec le périderme, et ferme ainsi la fente. Dans les couches profondes du callus se forme du cambium, qui se rattache également de tous les côtés au cambium normal. A l'origine, il est composé de petites cellules à section tangentielle carrée, de sorte qu'il fournit alors un tissu ligneux à cellules courtes; mais, peu à peu, ces cellules s'allongent, et elles finissent par atteindre de nouveau la longueur normale. Aux deux côtés de l'incision, il n'est pas rare non plus que le cambium éprouve une influence nuisible, par suite de laquelle ses cellules se divisent transversalement et engendrent par conséquent aussi du bois à petites cellules. Je fais remarquer que ce bois à petites cellules, produit d'un cambium anormal, a été laissé entièrement de côté dans les recherches mentionnées ci-dessous, attendu qu'il ne peut jeter aucun jour sur les questions qui nous intéressent dans ce mémoire 1).

Dès que le tissu cicatriciel, grâce à la formation d'une petite couche de liége, accompagnée du rejet des cellules externes, s'est isolé de l'atmosphère ambiante, et que ce périderme traumatique s'est soudé de toutes parts au périderme ancien, il doit arriver, si l'accroissement en épaisseur continue, que la tension du liber et sa pression sur le cambium augmentent de nouveau peu à peu. Sans doute, en enlevant le tissu cicatriciel, ou simplement en ravivant la plaie par une incision nouvelle, on pourrait maintenir la pression à une valeur constamment très faible; mais l'expérience m'a appris que cela était tout à fait superflu pour le but que je me proposais, de sorte que je n'ai pas eu recours à ce moyen.

Les jeunes branches soumises à mes expériences étaient presque toujours laissées en place sur l'arbre jusqu'à ce que les feuilles fussent tombées, par conséquent jusqu'à ce que les principaux actes physiologiques eussent pris fin, ou du moins eussent beaucoup perdu de leur intensité. Après cela, ces branches étaient étudiées au microscope. Un point essentiel, dans cet examen, était de pouvoir déterminer, avec une entière certitude, la limite entre le bois qui avait été formé avant l'instant de la lésion et celui qui avait pris naissance après le début de l'expérience, conséquemment sous la pression libérienne réduite. Or, cela était toujours très facile. En premier lieu, comme on le verra plus loin, la différence de struc-

---

1) J'ai donné des renseignements à ce sujet dans *l'Opera IV*, p. 19.

ture entre le bois normal et le bois traumatique est si frappante, que, dans toute série radiale de cellules, on peut discerner la dernière de celles qui, avant l'opération, étaient déjà assez développées pour n'en plus ressentir l'effet; la cellule suivante, du côté extérieur, montre presque toujours dans sa plénitude l'influence de la réduction de la pression du liber. En second lieu, les plaies elles-mêmes fournissent l'indication désirée. La partie du tissu cicatriciel qui est située au côté interne du cambium de nouvelle formation se lignifie, et est plus tard facile à reconnaître sur les coupes, à ses cellules irrégulièrement polyédriques. Elle est ordinairement séparée du bois plus ancien par une ligne tangentielle bien tranchée. Souvent aussi le bois n'a pris aucune part à la production du cal; dans ce cas, il existe entre les deux tissus une fente, dont les bords sont ordinairement colorés en brun. Si l'on suppose cette fente prolongée concentriquement aux cercles annuels, la ligne qui en résulte tracera la démarcation entre le bois formé avant la lésion et celui formé après.

Lorsque, au moment où les incisions ont eu lieu, les deux lèvres de la plaie se sont fortement écartées, ce fait est aussi encore très reconnaissable à ses suites sur les sections transversales de la branche coupée en hiver. Dans ce cas, en effet, les rayons médullaires présentent, de part et d'autre de la plaie, à la limite entre le bois formé avant et après l'incision, une inflexion à angle obtus, angle dont le sommet est tourné vers la plaie; les rayons s'éloignent en quelque sorte de la plaie. Ce phénomène trouve évidemment son explication dans le déplacement des lèvres de la plaie, dû à la contraction tangentielle du liber. Là où cette inflexion existe, elle offre un caractère commode pour trouver rapidement la limite qu'on désire étudier.

L'obturation des plaies et la marche générale de l'expérience sont beaucoup moins belles lorsque l'air ambiant est si sec que la production du tissu cicatriciel n'a pas lieu, mais qu'à l'intérieur du liber existant, de part et d'autre de la plaie, il se forme une couche de liége. Cette couche touche alors d'un côté au périderme, de l'autre au bois. Dans le bois lui-même il ne peut pas se former de liége; il reste donc à nu et exposé à l'influence de l'air, qui ne tarde pas à le colorer en brun. Protégé par les petites couches de liége qui ont pris naissance, le cambium continue son travail, en croissant avec le plus d'activité aux bords de l'incision, de sorte que bientôt il pénètre de tous les côtés, sous forme de bourrelet, dans la fente de la plaie, qu'il finit par boucher. Dans la

suite du développement, les deux couches de liége, qui maintenant se touchent sur une ligne radiale au milieu de l'espace précédemment béant, sont déchirées, et leurs bords se soudent l'un à l'autre; ensuite, après que le tissu libérien a aussi été comprimé et déchiré peu à peu, les deux couches de cambium arrivent à leur tour en contact, et la fermeture de la plaie est alors complète. Quelquefois, ce résultat était déjà atteint dans le courant de l'été, d'autres fois, au moment où je coupais les branches, en hiver, les deux couches de liége ne se touchaient pas encore et la plaie était par conséquent encore ouverte. Lors de la dilacération du liége et du liber, qui doit nécessairement précéder la soudure du cambium, une partie de ces tissus reste au côté interne du nouveau cambium, et se trouve ainsi plus tard entièrement incluse dans le bois. Elle indique alors la limite entre le bois formé avant et après l'incision. Ici également, cette limite est souvent rendue encore plus apparente par une inflexion des rayons médullaires.

Les incisions longitudinales, pratiquées pour ces expériences, doivent être exactement parallèles à l'axe de la branche, et, de préférence, dirigées de manière que leur plan, prolongé, passe par cet axe. Les incisions obliques doivent être évitées. Celles-ci, en effet, peuvent être regardées comme des combinaisons d'incisions purement longitudinales avec des incisions transversales. En même temps que l'action des premières, on voit alors aussi se manifester dans les résultats l'action des secondes. Cette influence se traduit ordinairement par une petite couche de bois à structure anormale, qui s'étend, latéralement à la plaie, à peu près aussi loin que la projection de l'incision oblique sur un plan perpendiculaire à l'axe de la branche. Cette petite couche de bois est dépourvue de fibres ligneuses, aussi bien chez les espèces à libriforme que chez celles à trachéides fibreuses. Elle se compose seulement de parenchyme ligneux et de vaisseaux; ces derniers sont étroits, et montrent ordinairement un contour quadrangulaire sur la section transversale. J'ai fait une étude détaillée de ce tissu, qui est très intéressant sous beaucoup de rapports. Les résultats de ces observations seront publiés dans le journal *Flora* (1876). 1)

---

1) Une note préliminaire sur ce sujet se trouve dans *l'Opera IV,* p. 19.

Description des résultats obtenus avec le Corylus Avellana.

Le bois normal du *Corylus Avellana* est composé de fibres libriformiennes, de parenchyme ligneux, de vaisseaux et de trachéides vasiformes.

Le libriforme constitue la base du tissu, dans laquelle sont distribuées de nombreuses fibres de parenchyme ligneux, en séries tangentielles. Les fibres du libriforme sont ordinairement placées en séries distinctement radiales, d'où l'on peut conclure, d'après les recherches de M. Sanio 1), qu'elles dérivent des cellules du cambium sans allongement notable. La disposition radiale n'est pourtant pas tout à fait rigoureuse; en quelques endroits on remarque même, sur la coupe transversale, un arrangement irrégulier des fibres. Un manque total d'accroissement en longueur ne saurait donc être attribué à ces cellules. Les vaisseaux sont rarement disséminés; le plus souvent ils sont réunis en groupes, qui sont beaucoup plus longs dans le sens radial que dans le sens tangentiel, et qui, dans les différentes couches annuelles, sont situés sur les mêmes rayons de la section transversale. Il y a deux espèces de vaisseaux: 1° des vaisseaux larges, ronds ou carrés sur la section transversale, et dont la largeur diminue peu à peu dans chaque couche annuelle, de dedans en dehors; 2° des vaisseaux étroits, à coupe transversale rectangulaire, et paraissant par conséquent aplatis, qui se trouvent seulement, et à l'exclusion des autres, dans le bois automnal. Ces derniers sont peu nombreux, attendu que le bois automnal ne constitue ordinairement qu'une couche mince, de quelques cellules d'épaisseur. Sous le rapport de la forme, ces vaisseaux étroits ressemblent tout à fait aux trachéides vasiformes; celles-ci n'en diffèrent que par l'absence des perforations. Sur une coupe transversale, il est impossible de distinguer ces deux éléments l'un de l'autre.

Les figures 1 (a a b b) et 4 (a a b b) donnent un aperçu de la structure normale du bois de cette plante, vu sur une coupe transversale.

Parmi les nombreuses expériences que j'ai faites sur cette espèce, en différentes années, au point de vue de l'influence d'une diminution artificielle de la pression du liber, j'en choisis trois, que je ferai connaître ici avec quelques détails. Les incisions pour ces expériences furent pratiquées en juin et en août 1872 et en

---

1) Sanio, Bot. Ztg., 1863, p. 107.

mai 1873. Les branches furent coupées en novembre 1872 et 1873.

Les incisions de mai 1873 (fig. 1.) furent faites lorsqu'il s'était déjà formé une couche de bois assez épaisse. Ce bois printanier se composait de larges fibres ligneuses, entre lesquelles se voyaient des vaisseaux épars; en quelques endroits seulement, les vaisseaux avaient commencé à se réunir en groupes plus ou moins grands; ce groupement, en effet, est ordinairement mieux accusé dans les parties externes que dans les parties internes des couches annuelles épaisses. Bien que les fibres ligneuses du bois normal soient passablement larges, il est pourtant manifeste que, dans le tissu né sous l'influence de la pression libérienne diminuée, le diamètre radial des fibres est plus grand que celui des dernières fibres formées avant l'expérience; c'est ce que montre clairement la fig. 1, aux deux côtés de la ligne b. b., qui marque la séparation entre le bois développé avant et après l'incision. Ce qui frappe encore beaucoup plus que cet élargissement des fibres, c'est l'augmentation considérable du nombre des vaisseaux. En général, ces vaisseaux du bois anormal montrent un contour elliptique, parce qu'eux aussi ont crû fortement dans le sens radial. Toutefois, l'élargissement dans le sens tangentiel ne manque pas non plus, chez beaucoup d'entre eux. Sur l'abondance du parenchyme ligneux, la diminution de la pression n'exerce pas d'influence sensible; la partie représentée fig. 1 montre ce parenchyme plus répandu dans le bois traumatique que dans le bois normal, mais les parties voisines de la même préparation m'ont offert tout le contraire. En ce qui concerne les rayons médullaires, la figure citée nous apprend que, dans leurs cellules aussi, le diamètre radial croît par la diminution de la pression.

Etudié sur des coupes longitudinales, le bois anormal en question a montré que ses éléments possédaient une structure tout à fait normale; en particulier, la longueur des cellules vasculaires et des fibres ne différait pas de celle qu'on observe dans le bois ordinaire. Il semble donc inutile de décrire minutieusement sa structure telle qu'elle se présente sur des coupes soit radiales soit tangentielles.

Les figures 2 et 3 se rapportent aux expériences entreprises en juin 1872. Quant à la période où se trouvait la croissance du bois au moment de la lésion, l'examen microscopique a appris, comme on le reconnaît aussi sur les figures, que la formation du bois automnal n'avait pas encore commencé. Les figures montrent, l'une et l'autre, un élargissement radial des fibres libriformiennes

au côté externe de la ligne b. b., qui marque ici encore la limite entre le bois traumatique et le bois normal. Toutes deux montrent aussi une augmentation brusque du nombre des vaisseaux, qui, dans la fig. 2, forment un anneau dans une secteur de la coupe où, à part cela, on ne trouve pas de vaisseaux, si ce n'est au commencement de chaque couche annuelle. Dans la fig. 3, la multiplication des vaisseaux est beaucoup plus grande et ils sont plus réunis en groupes. Dans chacune de ces figures, le bois traumatique est dessiné jusqu'au cambium (cc); on voit ainsi comment la largeur des fibres et le nombre des vaisseaux diminuent successivement vers l'extérieur et finissent par devenir très petits dans le bois automnal. C'est là évidemment un effet de la cicatrisation de la plaie et de l'augmentation consécutive de la pression du liber.

Les sections longitudinales ont fait voir, comme dans le cas précédent, que la structure et la longueur des cellules individuelles étaient tout à fait normales dans le bois traumatique. Pour la longueur des fibres, cela peut déjà être déduit, jusqu'à un certain point, des sections transversales, vu que la disposition de ces fibres en séries radiales, assez imparfaite d'ailleurs, s'observe au même degré avant et après le début de l'expérience.

Les incisions faites au mois d'août 1872 atteignirent le cambium à un moment où la formation du bois automnal avait déjà distinctement commencé. Le bois traumatique est ici de nouveau composé d'éléments élargis dans le sens radial, caractère par lequel il tranche nettement sur le bois normal. La ligne de démarcation (b. b. fig. 4) ressemble tout à fait à celles qui séparent les couches annuelles; toutefois, on peut ordinairement l'en distinguer dans les rayons médullaires. A la limite d'une couche annuelle, en effet, les cellules des rayons médullaires sont constamment fermées par des cloisons tangentielles, ce qui, ici, n'est pas toujours le cas. Dans le rayon médullaire représenté fig. 4 m, une cellule a, par exemple, son origine dans le bois automnal normal, mais ne se termine que dans le bois traumatique 1). Sur la plupart des points, ce bois commence par être plus riche en vaisseaux que le bois normal qui le précède; mais, la pression libérienne croissant, il perd bientôt ce caractère. Cette influence, exercée sur les vaisseaux par la diminution artificielle de la pression, n'est

1) Un exemple plus net de cette particularité est fourni par la fig. 9, relative à l'*Ulmus campestris*.

toutefois pas visible dans la partie que représente notre figure. Dans le bois automnal, on voit, fig. 4, les fibres libriformiennes aplaties, ainsi que les éléments vasculaires étroits, vaisseaux et trachéides vasculaires, également aplatis dans le sens tangentiel. Dans le bois traumatique, comme il a déjà été dit, le libriforme est à larges cellules, mais quant au groupe vasculaire, au lieu des vaisseaux et trachéides étroits, on y trouve de nouveau des vaisseaux larges et plus ou moins arrondis. La diminution artificielle de la pression empêche donc la formation des deux éléments susdits, qui, dans les conditions ordinaires, n'apparaissent également que dans le bois automnal, c'est-à-dire, sous une pression libérienne très forte. Vers le dehors, le nouveau bois devient de plus en plus à cellules étroites et pauvre en vaisseaux, et il se termine par une zone de bois automnal, dont la structure est entièrement conforme à celle du bois automnal ordinaire.

Pas plus que précédemment, on n'a observé que l'expérience eût eu quelque effet sur l'arrangement des fibres ligneuses ou sur la distribution du parenchyme ligneux. Les coupes longitudinales ne conduisirent à aucune conséquence nouvelle; elles montrèrent seulement que la structure et la longueur des éléments du bois traumatique étaient semblables à celles des éléments du bois normal.

Il résulte des faits qui viennent d'être exposés, que la diminution artificielle de la pression du liber, soit pendant la formation du bois printanier, soit à l'époque de la naissance du bois automnal, occasionne la production d'une couche ligneuse qui diffère du tissu ligneux antérieur, par un libriforme à cellules plus larges dans le sens radial et par des vaisseaux plus nombreux et plus larges. La formation de vaisseaux étroits et de trachéides, élements qui ne se rencontrent que dans le bois d'automne, est temporairement empêchée par l'opération susdite.

Il est à peine nécessaire d'ajouter, que les autres préparations, non décrites, de ces mêmes branches, ainsi que les branches dont aucune mention n'a été faite, ont conduit aux mêmes résultats.

Influence de la diminution de pression sur les fibres ligneuses.

L'agrandissement, tel que nous venons de le décrire chez le *Corylus*, du diamètre radial des fibres ligneuses, sous l'influence d'une diminution artificielle de la pression du liber, est un phénomène très général. Il paraît même constituer une règle sans exception lorsque les incisions sons faites pendant ou peu de

temps après la formation du bois automnal; du moins, je n'ai pu trouver aucun écart à cette règle chez les nombreuses espèces ligneuses que j'a soumises à l'examen. Opère-t-on à l'époque de la formation du bois printanier, alors la netteté du résultat de la diminution de la pression dépend de la grandeur normale du diamètre radial des fibres ligneuses. Plus celui-ci est petit, plus, on le comprend, son accroissement sera facile à constater. L'élargissement dans le sens radial, à la suite d'incisions, est surtout très considérable chez les espèces ligneuses dans le bois normal desquelles le diamètre tangentiel des fibres surpasse le diamètre radial.

Les organes que j'ai désignés jusqu'ici par le nom de fibres ligneuses, ou de cellules ligneuses, appartiennent, d'après la nomenclature de M. Sanio, à deux espèces d'organes élémentaires, à savoir, les fibres libriformiennes et les trachéides fibreuses. Une troisième espèce, les fibres libriformiennes divisées transversalement („*gefächert*"), est très rare et n'a pas encore pu être comprise dans mon étude. Les fibres libriformiennes et les trachéides fibreuses, là où elles existent, sont les unes et les autres aplaties tangentiellement dans le bois automnal normal. Elles se comportent aussi, d'après mes expériences, exactement de la même manière sous l'influence de la diminution de pression, car toutes deux présentent constamment, dans le bois traumatique, un diamètre radial plus grand que dans le bois normal formé antérieurement. Pour les trachéides vasculaires, cela se voit dans les figures 5 et 6, qui se rapportent au *Viburnum Opulus*. La fig. 5 montre, au côté externe de la ligne b. b., l'élargissement des trachéides par la diminution artificielle de la pression libérienne à l'époque de la formation du bois printanier; la fig. 6 montre la même chose pour l'époque de la formation du bois automnal.

Les espèces chez lesquelles j'ai observé jusqu'à présent un accroissement du diamètre radial des fibres ligneuses, lorsque les incisions étaient faites au cours de la production du bois printanier, sont les suivantes: 1°. Espèces à fibres libriformiennes: *Aesculus Hippocastanum*, *Betula alba*, *Carpinus Betulus*, *Castanea vesca*, *Corylus Avellana*, *Populus canescens*, *Rhamnus cathartica*, *Ribes nigrum*, *Salix aurita*, *Sambucus nigra*, *Tilia parvifolia*; 2°. Espèces à trachéides fibreuses: *Crataegus monogyna*, *Evonymus europaeus*, *Ligustrum vulgare*, *Pyrus Malus*, *Viburnum Opulus*.

L'accroissement du diamètre radial des fibres ligneuses par une diminution de pression opérée pendant ou après la formation du

bois automnal a déjà pu être reconnu par moi chez les espèces suivantes : 1°. Espèces à fibres libriformiennes : *Acer Pseudoplatanus, Aesculus Hippocastanum, Alnus glutinosa, Castanea vesca, Carpinus Betulus, Corylus Avellana, Magnolia Yulan, Morus nigra, Pavia* sp., *Populus alba, Rhamnus cathartica, Ribes nigrum, Salix cinerea, Salix aurita, Ulmus campestris ;* 2°. Espèces à trachéides fibreuses : *Crataegus monogyna, Evonymus europaeus, Fagus sylvatica, Ilex Aquifolium, Kerria japonica, Prunus avium, Prunus Padus, Pyrus communis, Sorbus Aucuparia, Syringa vulgaris, Viburnum Lantana, Viburnus Opulum.*

Les fibres ligneuses, après être nées aux dépens du cambium, croissent ordinairement plus ou moins dans le sens longitudinal, quelquefois même de façon à dépasser plusieurs fois leur longueur primitive. Une conséquence de ce fait, c'est que l'arrangement régulier des fibres, en séries radiales, est troublé dans la même où les fibres s'allongent. A l'aide de cet arrangement, on peut donc, rien qu'à l'inspection de la coupe transversale, se faire une idée de l'accroissement longitudinal des fibres ligneuses, et étudier ainsi l'influence qu'exerce sur cet accroissement la diminution artificielle de la pression. Jusqu'ici, toutefois, je n'ai pas réussi à constater une pareille influence. L'arrangement des fibres était toujours le même dans le bois traumatique que dans le bois normal, tant chez les espèces où les fibres du bois normal n'éprouvent absolument aucun accroissement de longueur (par ex. l'*Aesculus Hippocastanum*), que chez celles où cet accroissement est faible (par ex. le *Betula alba*), ou très considérable (par ex. le *Caragana arborescens*, le *Sarothamnus vulgaris*). Là seulement où dans le bois printanier les fibres sont placées irrégulièrement et ont par suite une forme polygonale sur la coupe transverse, tandis que dans le bois automnal elles prennent une forme quadrangulaire aplatie et sont en conséquence alignées en séries radiales, là seulement, dis-je, une influence a pu être reconnue. Dans ce cas, en effet, lorsque les incisions étaient faites après que la production du bois automnal avait déjà commencé, il se formait un tissu ligneux à larges cellules, dont les fibres, sur une coupe transversale, étaient polygonales et placées irrégulièrement. L'arrangement régulier, dans le bois d'automne, était donc arrêté par la diminution de la pression, et il peut conséquemment être regardé comme un effet de la haute tension libérienne qui existe à l'époque de la formation ligneuse automnale. Comme exemple, je citerai l'*Ulmus campestris*, auquel est empruntée la fig. 9, où le

phénomène en question est exprimé par le contraste des fibres situées aux deux côtés de la ligne. b. b. Cette ligne est ici, comme dans toutes les autres figures, la démarcation entre le bois formé avant et après l'incision. A son côté interne (côté inférieur sur la figure), on voit les fibres libriformiennes aplaties; c'est le bois automnal normal, développé avant l'intitution de l'expérience. Juste à partir de la ligne b. b., on trouve ensuite, vers l'extérieur, des fibres plus larges dans le sens radial, qui ont à la fois une forme polygonale et une distribution irrégulière.

Influence de la diminution de pression sur les vaisseaux.

Le fait qu'une diminution artificielle de la pression du liber augmente le nombre des vaisseaux dans le bois, est général pour toutes les espèces que j'ai étudiées jusqu'ici.

Chez beaucoup d'espèces ligneuses, les lignes de démarcation des couches annuelles sur la section transversale, vues sous un faible grossissement, se reconnaissent de suite à un cercle de larges vaisseaux, qui sont situés au commencement de chaque couche annuelle. Le reste de la couche est entièrement dépourvu de pareils cercles et est aussi, en général, plus pauvre en vaisseaux. A l'aide d'incisions longitudinales faites au liber, après qu'il s'était déjà formé une couche ligneuse plus ou moins épaisse au côté externe du cercle vasculaire susdit, j'ai réussi à provoquer, chez plusieurs arbres et arbrisseaux, la formation d'un nouveau cercle de vaisseaux, par exemple, chez les *Betula alba*, *Corylus Avellana*, *Ligustrum vulgare*, *Populus canescens*, *Prunus Padus*, *Rhamnus cathartica*, *Ulmus campestris*.

A part ce nouveau cercle de vaisseaux, le bois, dans les espèces que je viens de nommer, était plus riche en vaisseauz que celui formé avant la diminution de la pression. Dans d'autres expériences, sur les mêmes espèces, il m'arriva souvent de ne pas obtenir de cercle de vaisseaux, mais seulement un tissu ligneux plus vasculaire. Outre les espèces déjà citées, j'ai encore observé l'accroissement du nombre des vaisseaux, à la suite d'incisions longitudinales, chez les suivantes: *Acer Pseudoplatanus*, *Alnus glutinosa*, *Carpinus Betulus*, *Crataegus monogyna*, *Evonymus europaeus*, *Fagus sylvatica*, *Magnolia Yulan*, *Pavia* sp., *Populus alba*, *Salix cinerea*, *Salix alba*, *Sorbus Aucuparia*, *Syringa vulgaris*. Chez le *Ribus nigrum*, dont le bois est très vasculaire, la multiplication des vaisseaux était si considérable, qu'en certains endroits ils avaient entiérement remplacé les fibres ligneuses.

Plusieurs espèces de bois ont les vaisseaux réunis en grands groupes, qui traversent ordinairement sous forme de lignes tangentielles ou obliques la substance fondamentale du bois, composée de fibres ligneuses, et qui sont déjà reconnaissables à l'œil nu, à leur couleur blanche. Quelquefois on trouve en outre, au commencement de chaque couche annuelle, un cercle de vaisseaux; d'autres fois ce cercle manque. Les vaisseaux des groupes vasculaires diffèrent beaucoup sous le rapport du diamètre; M. Sanio donne aux formes extrêmes les noms de vaisseaux larges et de vaisseaux étroits. Dans ces groupes vasculaires se trouvent mêlées aux vaisseaux, mais ordinairement en quantité subordonnée, des trachéides vasculaires et des cellules de parenchyme ligneux. Ces deux éléments font alors défaut à la massa fondamentale, qui consiste uniquement en libriforme, à moins que les vaisseaux de la couche printanière ne soient entourés de parenchyme ligneux paratrachéen. Parmi les plantes dont le bois offre cette structure, j'ai étudié: *Caragana arborescens*, *Sarothamnus vulgaris*, *Hedera Helix*, *Rhamnus cathartica*, et *Ulmus campestris*. Chez les trois premières, le bois traumatique commençait par un groupe vasculaire tangentiel, qui s'étendait ordinairement sur une longueur considérable, et par suite touchait, du côté interne, tantôt à du tissu libriformien, tantôt à des groupes de vaisseaux. La diminution de la pression libérienne avait donc entièrement supprimé ici, pour un temps, la formation de fibres ligneuses. Les groupes vasculaires du bois traumatique étaient composés des mêmes éléments que ceux du bois normal.

Le *Rhamnus cathartica* présentait sous un autre aspect l'influence de la diminution de pression. Ici, la structure typique de l'espèce avait entièrement disparu dans le bois traumatique, car les vaisseaux y étaient distribués d'une manière uniforme dans toute la masse ligneuse. La fig. 10 montre ce contraste très prononcé entre le bois normal et le bois en question. Dans la préparation que représente cette figure, la couche de 1872 a la structure normale; dans la couche de 1873, l'influence des incisions longitudinales a commencé immédiatement après l'achèvement du cercle de vaisseaux larges dans le bois printanier. Le nouveau bois ne montre pas de séparation en champs libriformiens et en groupes vasculaires, mais une distribution uniforme des vaisseaux entre les fibres libriformiennes.

Chez l'*Ulmus campestris* (fig. 8 et 9), on rencontre deux espèces de vaisseaux: premièrement, des vaisseaux très larges, ronds,

qui forment le cercle vasculaire du bois printanier, et qui sont ou bien isolés ou bien rapprochés par 2 ou 3 en petits groupes; en second lieu, des vaisseaux plus étroits, qui, réunis en groupes avec les trachéides vasculaires, se trouvent dans le reste de la couche annuelle. Dans ces groupes vasculaires, toutes les formes intermédiares entre les vaisseaux étroits et les vaisseaux larges sont représentées, ordinairement de telle sorte que la largeur des vaisseaux, dans chaque couche annuelle, décroît successivement de dedans en dehors. Pour ce qui regarde maintenant le bois traumatique, quelquefois il offre seulement une multiplication et un agrandissement de ces groupes vasculaires; mais, dans des circonstances favorables, on y voit apparaître un cercle de vaisseaux, qui peuvent alors égaler tout à fait en largeur ceux du cercle printanier. La fig. 8 montre au côté externe de la ligne b. b., qui est la limite entre le bois formé avant et après le début de l'expérience, deux groupes de grands vaisseaux, appartenant à ce cercle surnuméraire. Ils ont la même largeur que les vaisseaux du bois printanier de la même figure. Ces larges vaisseaux sont accompagnés, tout comme ceux du bois printanier normal, de parenchyme ligneux paratrachéen. Des coupes longitudinales ont appris que les vaisseaux larges et les vaisseaux étroits du nouveau bois avaient la même structure et la même longueur des cellules que ceux du bois normal. Chez les autres espèces ci-dessus citées, la multiplication du nombre des vaisseaux, dans le bois traumatique, va aussi ordinairement de pair avec l'augmentation de leur largeur; mais aucune, à ma connaissance, ne présente ce phénomène à un degré aussi prononcé que l'*Ulmus campestris*.

Chez quelques espèces, les vaisseaux étrois et les trachéides vasculaires se trouvent exclusivement dans le bois d'automne. Le *Corylus Avellana* et le *Carpinus Betulus* en fournissent des exemples. En ce qui concerne la première de ces plantes, j'ai déjà dit qu'une augmentation de la pression, au cours de la production du bois automnal, occasionne la formation d'une couche ligneuse à larges cellules, à laquelle manquent les éléments qui viennent d'être nommés. La même chose s'applique au *Carpinus Betulus*, dans le bois duquel les éléments en question sont caractérisés par un épaississement très considérable de leurs parois radiales. La fig. 7 montre la coupe transversale d'une branche d'épreuve de cette espèce, branche où il s'était déjà formé, au moment où l'expérience commençait, en août 1872, une couche distincte de bois automnal. A l'extérieur des vaisseaux étroits et des trachéides que cette cou-

che renferme, le bois traumatique montre de nouveau des vaisseaux larges. Les éléments étroits ne reparaissent que dans la couche ligneuse automnale par laquelle la formation du nouveau bois se termine.

Je ne suis pas parvenu, jusqu'à présent, à découvrir une influence de la diminution de pression sur la généralité de distribution du parenchyme ligneux.

2e Série.

Formation du bois sous pression libérienne artificiellement augmentée.

(Pl. V—VIII, fig. 11—17).

Méthode expérimentale. Pour augmenter artificiellement la pression du liber sur le cambium, j'enveloppais une jeune branche, sur une longueur de 2—3 centimètres, d'un cordon mince mais solide, roulé autour de la branche en une spire dont les circonvolutions se touchaient aussi exactement que possible. Il est très difficile, quoique à la rigueur on puisse y parvenir, de serrer le cordon assez fortement pour que la pression du liber soit augmentée de prime abord d'une manière notable. Mais, par suite de l'accroissement en épaisseur de la branche sous la ligature, la pression ne tarde pas à augmenter et commence bientôt à exercer une influence appréciable sur la croissance du bois. Il paraît que la surélévation de la pression libérienne ne grandit que lentement à mesure que l'accroissement en épaisseur fait des progrès, car souvent le bois formé sous son influence constitue des couches relativement assez épaisses. Finalement toutefois, la pression devient si forte qu'elle empêche toute croissance ultérieure. Lorsqu'on serre trés énergiquement le cordon, il arrive parfois que la pression atteigne immédiatement cette limite, résultat qu'il faut naturellement tâcher d'éviter. C'est cette circonstance surtout qui rend difficile de trouver le juste degré de tension qu'il convient de donner au cordon. Suivant le but spécial de l'expérience, je posais mes ligatures soit avant la période d'activité du cambium, soit pendant cette période. Dans ce dernier cas, l'effort exercé en enroulant le cordon occasionne ordinairement un glissement tangentiel du liber, ce qui plus tard, lors de l'examen au microscope, est encore reconnaissable. Lorsque le glissement a été faible et a porté principalement sur le cambium, on voit les rayons médullaires s'infléchir tous dans une même direction, que suivent alors aussi les séries radiales des

fibres ligneuses et des vaisseaux. Souvent, mais pas toujours, la ligne qui joint entre eux les points d'inflexion des rayons médullaires marque la limite du bois né avant et après la pose de la ligature. Cette limite se laisse distinguer avec beaucoup plus de netteté lorsque le glissement a atteint la petite couche de bois jeune et tendre qui, au printemps, se trouve entre le tissu ligneux déjà durci et le cambium. Il n'est pas rare de voir alors une ligne brune, ligne de démarcation, dans laquelle les rayons médullaires sont déplacés latéralement et assez souvent infléchis deux fois à angle droit. Le bois situé au côté interne de cette ligne a été, bien entendu, formé et durci avant le début de l'expérience, tandis que le bois situé en dehors ne l'a été qu'après la pose de la ligature. Un très bel exemple de cette ligne de démarcation m'a été fourni par une ligature de l'*Alnus glutinosa*, à laquelle est empruntée la préparation représentée fig. 16; la série de cellules b. b., marquée de hachures, est la ligne en question. Lorsque dans ce déplacement tangentiel du liber, qui, cela va sans dire, est accompagné d'une distension du tissu libérien, la limite d'élasticité de ce tissu est dépassée, il peut en résulter un allongement tangentiel persistant des parties du liber. Une pareille distension du liber a toutefois pour effet temporaire une diminution de la pression exercée sur le cambium, et si cette diminution n'est pas contre-balancée par l'action de la ligature, la petite couche de bois, qui vient immédiatement après la ligne de démarcation, peut présenter tous les caractères du bois formé sous pression réduite. Mais, à ce bois succède alors promptement une couche qui accuse l'influence de la pression libérienne accrue. Un exemple de ce phénomène m'a été offert, entre autres, par le *Sarothamnus vulgaris*, comme on le verra bientôt par la description et la figure (fig. 17).

Il est bon de choisir pour ces expériences des branches non-seulement vigoureuses, mais aussi autant que possible verticales ou à peu près verticales, attendu que dans les branches horizontales l'accroissement en épaisseur est généralement beaucoup plus faible, de sorte que l'action de la ligature n'y commencerait que très tard, ou même ne se ferait pas sentir du tout dans le courant de l'année.

Ordinairement les branches mises en expérience, et qui en général étaient âgées de 2—6 ans, étaient laissées sur les arbres jusqu'après la chute des feuilles et l'entier achèvement de la croissance du bois. Dans ce cas, elles étaient coupées au milieu de novembre. Mais lorsqu'il s'agissait de prouver que déjà avant l'époque de la

production normale du bois d'automne un tissu semblable au bois automnal peut se former sous l'influence d'une pression artificiellement accrue, les branches étaient coupées dans la seconde moitié de juin, c'est-à-dire à un moment où, dans les conditions ordinaires, la formation du bois automnal n'avait pas encore commencé. Pour chaque espèce on a toujours fait les deux sortes d'expériences.

L'appréciation des résultats obtenus par l'observation microscopique exige la comparaison constante du bois formé sous la ligature avec le bois normal de la même espèce. Pour rendre cette comparaison aussi concluante que possible, les préparations normales, qui devaient servir au contrôle, étaient toujours prélevées sur la branche même qui portait la ligature, et à quelques centimètres au-dessus ou au-dessous de cette dernière; il ne convient pas de les prendre au voisinage immédiat de la ligature, parce qu'en ce point le bois possède souvent une structure anormale, surtout lorsqu'il s'y est formé des intumescences ligneuses. Les préparations de contrôle étaient, en outre, toujours empruntées à la même couche annuelle et au même côté de la branche que les préparations d'épreuve. Cette dernière précaution est nécessaire à raison du développement inégal que présentent souvent les divers côtés d'une même branche, ainsi que l'a déjà fait remarquer, pour les branches croissant dans une direction horizontale, M. de Mohl [1]).

Ainsi qu'on pouvait s'y attendre [2]), la couche ligneuse formée sous la ligature était toujours plus mince que la même couche annuelle prise, dans la même branche, là où les conditions étaient restées normales. Souvent la différence était déjà appréciable à la simple vue. Fréquemment aussi, cette impression était renforcée par les intumescences qui se produisaient aux bords supérieur et inférieur de la ligature. Bien que la différence d'épaisseur fût souvent très considérable, et que l'écorce placée sous la ligature fût quelquefois tellement comprimée, que la branche en ce point était presque aussi cassante qu'une branche décortiquée, les feuilles et les rameaux insérés sur la branche d'épreuve, au-dessus de la ligature, n'en ressentaient pourtant nulle influence nuisible dans leur développement.

Comme preuve de l'action qu'une pression artificielle exerce sur l'intensité de la croissance du liber, je mentionnerai ici en passant

1) Bot. Ztg., 1862.

2) Nördlinger, Der Holzring als Grundlage des Baumkörpers, 1871, p. 14 et suiv.

que le liber et le périderme s'insinuent partout entre les spires du cordon et ne tardent pas à remplir tous les interstices qui ont pu y rester. Aussi, lorsqu'on enlève le cordon, après la fin de l'expérience, on trouve sur le périderme une image complète et fidèle de ses circonvolutions.

Je passe maintenant à la description des résultats obtenus, chez diverses espèces d'arbres, par la méthode qui vient d'être exposée.

Sambucus nigra (fig. 12 et 13). Le bois normal (fig. 13) est composé de fibres libriformiennes, entre lesquelles sont épars les vaisseaux, isolés ou rassemblés en petits groupes. Du parenchyme ligneux paratrachéen se rencontre autour des vaisseaux, mais assez rarement. En outre, on trouve encore des trachéides vasculaires, qui sont bornées au bois d'automne, où elles se reconnaissent, sur la coupe transversale, à leur forme aplatie et à leurs parois. Toutes les fibres ligneuses renferment de la fécule en hiver.

Vers le milieu de mai 1872, une ligature fut appliquée sur un jet gourmand à croissance très vigoureuse. La branche fut coupée au mois de novembre de la même année, et étudiée au microscope. La fig. 12 est empruntée à une coupe transversale faite à l'endroit recouvert par la ligature, la fig. 13 à une coupe transversale de la même branche prise à une certaine distance de cet endroit. Les deux figures ne montrent que la partie extérieure de la couche annuelle formée en 1872. Néanmoins, on voit immédiatement une différence notable. Dans le produit normal, le bois d'automne n'a qu'une épaisseur de deux cellules; rarement il est plus épais. Jusque tout près du bois automnal on trouve des vaisseaux, qui sont un peu moins larges que ceux compris dans les parties plus anciennes de la couche annuelle. Dans le bois qui s'est développé sous une pression libérienne artificiellement renforcée (fig. 12), on voit au contraire une couche très épaisse de fibres ligneuses aplaties, entre lesquelles il ne se trouve, dans la partie figurée, qu'un seul vaisseau. Sur d'autres points de cette couche ligneuse je n'ai également observé que des vaisseaux très clair-semés; en outre, ils étaient toujours aplatis et très étroits, en comparaison des vaisseaux du bois normal. Sur des coupes tangentielles de ce tissu anormal j'ai, de plus, rencontré des trachéides vasculaires et du parenchyme ligneux. La disposition en séries radiales des fibres ligneuses est, par suite de l'aplatissement, mieux accusée dans le bois d'épreuve que dans le bois normal. L'aplatissement des fibres libriformiennes, le rétrécissement de la capacité interne des vaisseaux et la diminution

de leur nombre sont donc ici les conséquences de la surélévation artificielle de la pression du liber.

Dans une autre expérience, sur la même espèce, la ligature fut pratiquée dans la première quinzaine d'avril, c'est-à-dire, à peu près au moment de la reprise du travail d'accroissement du bois; la branche fut recueillie à la fin du mois de juin suivant. A cette époque, la formation autumnale n'avait pas encore commencé dans le bois soumis aux conditions ordinaires. Pourtant, le tissu ligneux né sous l'influence de la pression augmentée montrait des fibres libriformiennes aplaties et, en moindre nombre, des vaisseaux.

Populus canescens (fig. 11.) Le libriforme compose la masse fondamentale du bois, qui est entremêlée de nombreux vaisseaux et de parenchyme ligneux en petite quantité. Dans le bois autumnal on trouve, en outre, des fibres parenchymateuses supplémentaires (*Ersatzfasern*) et des trachéides vasculaires. Les vaisseaux sont très grands et très abondants dans le bois printanier, mais ils deviennent dans chaque couche annuelle plus petits et plus rares à mesure qu'on se rapproche de la périphérie.

Une branche entourée d'une ligature le 12 mai 1872, et coupée en novembre de la même année, montrait distinctement l'influence de l'augmentation artificielle de la pression. Les fibres ligneuses étaient aplaties dans une couche relativement épaisse; l'aplatissement n'était pas très considérable en certains endroits, mais ne pouvait pourtant pas être méconnu lorsque le tissu était comparé au bois normal de la même branche. Une diminution du nombre des vaisseaux se laissait constater çà et là, mais non partout. A une coupe transversale de ce bois est empruntée la fig. 11, où l'on voit non-seulement le bois d'épreuve, mais aussi la partie externe de la couche annuelle normale de 1871. La comparaison avec cette couche conduit au même résultat que celle avec le bois normal de la couche de 1872, de sorte que je crois pouvoir me dispenser de donner la figure de cette dernière.

Le bois d'une ligature faite en avril et coupée à la fin de juin présentait aussi un aplatissement manifeste des fibres ligneuses, bien qu'à ce moment la formation normale du bois d'automne n'eût pas encore commencé.

Salix aurita (fig. 14 et 15). La structure du bois normal est la même que chez le *Populus canescens*.

1ère ligature, de la mi-mai à la mi-novembre 1872. Le bois anormal est formé de fibres ligneuses aplaties; les vaisseaux y sont moins nombreux que dans le bois normal, et manquent même en-

tièrement en quelques endroits. Les vaisseaux du bois anormal sont, en outre, moins larges, surtout dans les parties extérieures.

2e ligature, de la mi-avril à la fin de juin 1872. La fig. 14 a été prise sur le bois d'épreuve, la fig. 15 sur le bois normal de la même branche, à quelques centimètres au-dessus de la ligature et au même côté que la fig. 14. Au premier coup d'œil on remarque la grande différence de largeur des deux couches ligneuses, différence due principalement à ce que le nombre des cellules qui ont pris naissance sous la pression normale a été beaucoup plus grand que celui des cellules formées, dans le même temps, sous la ligature. Une comparaison attentive montre que les fibres libriformiennes de la couche externe du bois de la fig. 14 ont, en moyenne, un diamètre radial plus petit que celui des fibres ligneuses correspondantes de la fig. 15. Les deux vaisseaux qui, dans la fig. 14, n'ont pas été formés dès le premier début de la production ligneuse, sont aussi moins larges que les vaisseaux correspondants de la fig. 15.

La grande différence d'épaisseur est cause que le nombre relatif des vaisseaux ne se laisse pas apprécier exactement.

Alnus glutinosa (fig. 16). La formule de la structure ligneuse est, d'après M. Sanio: $hp + r + l + t + g$, c'est-à-dire, que le bois est composé de parenchyme ligneux, de parenchyme supplémentaire, de fibres libriformiennes, de trachéides et de vaisseaux. Le libriforme constitue la masse fondamentale, dans laquelle sont distribués de nombreux vaisseaux et une grande quantité de parenchyme ligneux, tant paratrachéen qu'ordinaire. Les trachéides, qui sont des cellules vasculaires non perforées, se rencontrent, de même que les fibres supplémentaires, uniquement dans le bois automnal. Le bois de l'*Alnus* est remarquable par sa grande richesse en parenchyme ligneux, lequel se distingue d'ailleurs facilement, aussi sur les coupes transversales, à ce qu'il renferme, tout comme les rayons médullaires, une matière qui se colore en brun rougeâtre au contact de l'air. A cette couleur brun rougeâtre les cellules du parenchyme ligneux sont reconnues d'une manière certaine sous le microscope, même avec un grossissement faible.

Une ligature ayant été faite en mai et la branche coupée en novembre, l'examen microscopique fit constater l'existence d'une épaisse couche ligneuse à fibres aplaties. Comme les fibres du bois normal, sur une coupe transverse, sont très larges jusqu'au bois d'automne, et que ce bois automnal lui-même ne forme qu'une couche épaisse de 2—3 cellules, le contraste de l'aplatissement est très saillant. La fig. 16 donne l'occasion de comparer le bois

d'épreuve avec le bois printanier normal de la même couche annuelle (1872) et avec les parties externes de la couche annuelle précédente (1871). La différence est si marquée, que je crois inutile de figurer aussi la coupe transversale de la couche normale de 1872. Les vaisseaux sont rares dans le bois d'épreuve, et, là où ils existent, étroits; en beaucoup d'endroits ils font complètement défaut. Quelques trachéides vasculaires ont aussi été vues dans la couche externe du bois d'épreuve. Le parenchyme ligneux, par contre, est à peu près aussi abondant dans le bois d'épreuve que dans le bois normal. Les fibres libriformiennes du bois d'épreuve sont plus distinctement placées en séries radiales que celles du bois normal.

La démarcation entre les couches ligneuses formées avant et après l'application de la ligature mérite encore de nous arrêter un instant. Elle se présente sous l'aspect d'une ligne brune, dans laquelle les rayons médullaires sont un peu refoulés latéralement et, en outre, un peu élargis, quoique cet élargissement ait cessé très vite. Ainsi que nous l'avons déjà dit, la production de cette ligne est due à un déplacement tangentiel du liber et du cambium, opéré lors de l'enroulement du cordon. Le cambium n'a pas souffert de ce déplacement, comme nous l'apprennent les coupes transversales et, mieux encore, les coupes tangentielles, qui montrent que les cellules du nouveau bois ont une longueur tout à fait normale, et que par conséquent il n'y a pas eu de divisions transversales dans le cambium. Le même résultat, du reste, a aussi été fourni par les coupes tangentielles du bois en question des autres espèces étudiées, et c'est là une condition nécessaire, attendu que, en cas de divisions transversales dans le cambium, la force démonstrative des faits observés sur les coupes transversales s'évanouirait, ou du moins deviendrait insuffisante.

Sarothamnus vulgaris (fig. 17). Il fournit un bel exemple de la structure caractéristique du bois des Papilionacées. Les vaisseaux sont ici réunis en groupes étroits, qui, sur la coupe transversale, se dirigent obliquement, du côté interne de chaque couche annuelle à son côté externe. Dans la figure 17, où l'on voit le bois normal de la couche annuelle 1871, les groupes vasculaires sont marqués de hachures, tandis que les champs libriformiens qui les séparent sont restés en blanc. Des branches transversales réunissent ces groupes vasculaires en un réseau assez régulier, qui est visible, sous forme de lignes blanches, à l'œil nu. Outre les vaisseaux, on trouve dans ces groupes, en proportion subordonnée, des trachéides vasculaires,

du parenchyme ligneux et des fibres parenchymateuses indivises. Les mailles du réseau sont remplies d'un tissu ligneux composé exclusivement de fibres libriformiennes, tandis que dans les groupes vasculaires on ne rencontre jamais de ces fibres. Par suite de leur allongement considérable, ces fibres ligneuses sont distribuées très irrégulièrement sur les coupes transversales et y présentent une forme polygonale. Même lorsqu'elles se trouvent dans le bois autumnal, alles conservent généralement ces caractères. Les vaisseaux des groupes vasculaires sont de deux espèces; les uns larges, ronds sur la coupe transversale, répartis surtout au commencement de la couche annuelle et devenant vers l'extérieur moins larges et plus rares; les autres étroits, carrés sur la coupe transversale, et qui ne se distinguent des trachéides que par la présence de perforations à l'extrémité de leurs cellules. Au sujet de la structure générale des couches annuelles, il faut encore remarquer que dans la partie interne de chaque couche les groupes vasculaires occupent un espace relatif beaucoup plus grand que dans la partie externe, et que leur direction oblique ne devient bien évidente que dans cette dernière.

Dans la fig. 17, ainsi qu'il a été dit, la couche annuelle 1871 est formée normalement et peut par conséquent servir de terme de comparaison pour la couche de 1872, dont la partie externe a crû sous une pression libérienne artificiellement augmentée. La ligature, appliquée en mai 1872, fut fortement serrée, et a par suite donné partout naissance à une ligne de démarcation bien tranchée, qui toutefois n'est pas visible dans la figure, à cause du faible grossissement auquel celle-ci est dessinée. En dehors de cette ligne de démarcation (fig. 17 b. b.), qui coupe transversalement les groupes vasculaires et les champs de libriforme, se trouve une couche continue de tissu vasculaire, telle qu'elle se forme à la suite d'un *abaissement* subit de la pression libérienne et qu'elle a été décrite ci-dessus (Chap II, Ire section). Il faut donc admettre que l'application de la ligature a eu ici pour premier effet une diminution de la pression, ce qu'il est facile d'expliquer en supposant que la limite d'élasticité du tissu libérien, distendu tangentiellement par la traction du cordon, a été dépassée. A cette couche en succède une autre, dans laquelle des groupes vasculaires alternent avec du tissu libriformien; ordinairement, toutefois, les groupes vasculaires sont peu développés, minces et placés non pas obliquement, mais tangentiellement. Vient enfin la couche extérieure, qui est née sous la pression la plus élevée. En beaucoup d'endroits elle se compose

uniquement de libriforme, sans aucune trace des éléments des groupes vasculaires. Sur d'autres points, on y voit de petites bandes tangentielles de tissu vasculaire, mais qui sont toujours isolées et à d'assez grandes distances l'une de l'autre. Les vaisseaux de ces groupes offrent sur la coupe transversale une forme rectangulaire, aplatie dans le sens tangentiel. Le libriforme de cette couche est distribué, sur la coupe transversale, tout aussi irrégulièrement que celui du bois normal, mais les cellules sont moins larges. Dans ses parties externes, toutefois, il montre souvent des séries radiales, formées de 3—6 cellules aplaties dans le sens tangentiel et reconnaissables pour fibres libriformiennes à leurs parois épaissies.

La branche qui a fourni la préparation de la fig. 17 fut coupée en novembre 1872. Tout ce qu'il y a encore à noter à son égard, c'est que la structure de la couche annuelle normale de 1872 concordait entièrement avec celle de la couche 1871, de sorte que, sous ce rapport aussi, la comparaison mutuelle des deux parties de la fig. 17 est parfaitement légitime.

Des résultats semblables, bien que naturellement moins complets, m'ont été donnés par une branche soumise à la ligature en avril et coupée à la fin de juin.

Le *Caragana arborescens*, dont le bois possède une structure fondamentalement la même que celle du *Sarothamnus*, m'a aussi conduit aux mêmes conclusions expérimentales.

Autres espèces. Les résultats gènèraux fournis par les expériences que je viens de décrire en détail ont encore trouvé une confirmation chez quelques autres espèces, dont je me contenterai toutefois de citer le nom.

Des fibres libriformiennes aplaties à la suite d'une élévation artificielle de la pression du liber ont été observées, en couches épaisses, dans des branches coupées à la mi-août ou à la mi-novembre, chez les espèces suivantes: *Acer Pseudoplatanus, Ailanthus glandulosa, Fraxinus excelsior, Morus nigra, Pavia* sp., *Populus alba* et *Salix cinerea.* Sur des branches coupées en juin, avant la formation du bois normal, j'ai constaté cet aplatissement chez les *Corylus Avellana, Prunus Padus,* et *Aesculus Hippocastanum.*

Le fait que, dans les mêmes circonstances, des trachéides vasculaires subissent aussi un aplatissement tangentiel, a été confirmé par une expérience sur le *Sorbus aucuparia* (ligature appliquée en avril 1872, enlèvement de la branche en juin 1872).

La diminution du nombre des vaisseaux par l'augmentation artificielle de la pression libérienne a été constatée chez les *Fraxinus excelsior*, *Ribes nigrum* et *Sorbus Aucuparia*, dans des branches d'épreuve coupées avant le mois de juillet. De même elle a été reconnue, dans des branches d'épreuve recueillies après l'achèvement de la croissance normale du bois, chez les *Acer Pseudoplatanus*, *Evonymus europaeus, Aesculus Hippocastanum*, *Fraxinus excelsior*, *Pavia* sp., *Populus alba, Ribes nigrum*, *Pyrus communis* et *Salix cinerea.*

Dans aucune de ces expériences je n'ai observé une influence de la pression sur la quantité relative du parenchyme ligneux.

IV.

Résultats déduits des expériences décrites dans le chapitre précédent.

La description détaillée des expériences, donnée dans le chapitre précédent, a fait voir que toutes les espèces d'arbres et d'arbrisseaux examinées subissent dans la structure de leur bois, sous l'influence d'une altération artificielle de la pression du liber, des changements essentiellement les mêmes, et que les différences, s'il y en a, sont seulement quantitatives ou n'ont rapport qu'à des points secondaires. Nous pouvons donc résumer ces résultats en propositions générales, applicables à toutes les espèces étudiées, et, vu le nombre et la diversité de celles-ci, nous sommes en outre autorisés à admettre que ces règles se trouveront vraies aussi pour les autres arbres et arbrisseaux dicotylés, indigènes ou cultivés dans notre climat.

Voici, présentées sous une forme purement empirique, les principales conséquences auxquelles conduit notre travail.

A Pour la première série:

1°. Sous une pression libérienne artificiellement diminuée, il se forme, dans toutes les phases de la croissance du bois, une couche ligneuse dont les fibres libriformiennes et les trachéides vasculaires possèdent un plus grand diamètre radial que celles du bois développé peu de temps auparavant.

2°. Sous une pression libérienne artificiellement diminuée, il se forme, dans toutes les phases de la croissance du bois, une couche ligneuse contenant plus de vaisseaux et ordinairement des vaisseaux plus larges que la précédente.

Pour l'interprétation exacte de ces énoncés, il est nécessaire de

se rappeler que le diamètre radial des fibres libriformiennes et des trachéides vasculaires, ainsi que le nombre des vaisseaux, diminuent successivement, quoique souvent avec beaucoup de lenteur, de dedans en dehors dans chaque couche annuelle. Quelquefois seulement il y a, sous ces divers rapports, uniformité dans toute l'étendue d'une couche d'une certaine épaisseur; mais jamais, dans le bois normal, il n'y a augmentation de dedans en dehors.

B. Pour la seconde série:

3°. Sous une pression libérienne artificiellement augmentée, il se forme une couche de bois dont les fibres libriformiennes et les trachéides vasculaires possèdent un plus petit diamètre radial que celles des couches ligneuses qui ont pris naissance, dans la même branche et dans le même temps, sous la pression normale.

4°. Sous une pression libérienne artificiellement augmentée, il se forme une couche de bois dans laquelle le nombre et la largeur des vaisseaux sont moindres que dans les couches ligneuses de la même branche qui ont pris naissance, simultanément, sous la pression normale.

Si l'on analyse ces règles empiriques, et qu'on cherche à donner une forme plus scientifique aux résultats qu'elles expriment, on reconnaît, en premier lieu, qu'il existe un certain rapport entre la structure anatomique du bois et la pression sous laquelle il a pris naissance. Cette pression exerce son influence sur trois choses, à savoir, sur la croissance radiale des fibres ligneuses, sur la croissance des vaisseaux dans le sens radial et dans le sens tangentiel, et sur le rapport du nombre des vaisseaux à celui des fibres ligneuses.

Avant de formuler cette dépendance d'une manière plus précise, faisons entrer dans le cercle de nos considérations le fait rappelé à la première page de ce Mémoire, à savoir, que l'épaisseur d'une couche ligneuse dépend de la grandeur de la pression sous laquelle elle a été formée. Cette différence d'épaisseur de la couche trouve-t-elle son explication complète dans la différence d'épaisseur (c'est-à-dire de diamètre radial) des fibres elles-mêmes? en d'autres termes, une couche de bois possède-t-elle, dans le sens radial, un même nombre de cellules, soit qu'elle ait pris naissance sous une haute ou sous une basse pression du liber? Evidemment, non; les différences d'épaisseur de la couche entière sont beaucoup plus considérables que celles du diamètre radial des fibres ligneuses, et cette inégalité est même si frappante à simple vue, qu'on peut regarder comme superflu de la corroborer par des chiffres. Un bel

exemple est offert par nos fig. 14 et 15, relatives au *Salix aurita*. Ces deux préparations ont été prises dans la couche annuelle externe de la même branche, à peu de distance l'une de l'autre $\left(\frac{1872}{1871}\right.$ indique la limite intérieure, c. c. la limite extérieure de la couche annuelle de 1872). Le nombre des fibres ligneuses d'une série radiale est, dans le bois formé sous la pression normale (fig. 15), environ deux fois aussi grand que dans le bois formé, simultanément, sous une pression libérienne artificiellement augmentée (fig. 14).

Il suit de là que le nombre des divisions successives qu'éprouvent, dans le cambium, les cellules d'une même série radiale est également soumis à l'influence de la pression du liber. Un argument à l'appui de cette proposition se trouve encore dans le fait, que la formation de nouvelles cellules ligneuses s'arrête à la fin de l'été, à cause de la pression trop forte du liber; qu'une diminution artificielle de cette pression, à l'époque de la formation du bois autumnal, détermine la production de couches ligneuses épaisses, composées de nombreuses cellules; et que, même après l'arrêt de la croissance normale du bois, cette opération peut encore donner lieu à la formation de nouvelles cellules ligneuses.

En essayant maintenant d'embrasser nos résultats dans quelques propositions générales, je crois qu'on pourra le mieux les exprimer de la manière suivante:

1°. *La croissance des organes élémentaires du bois, dans le sens radial et dans le sens tangentiel, est soumise à l'influence de la pression sous laquelle elle s'opère;* plus la pression est grande, plus sera faible l'expansion radiale (ou, respectivement, tangentielle).

2°. *Le nombre des divisions cellulaires dans le cambium dépend de la pression radiale que celui-ci subit;* plus cette pression est grande, plus sera petit le nombre des divisions des cellules de chaque série radiale dans un même temps (les autres conditions étant d'ailleurs les mêmes).

3°. *Le rapport du nombre des vaisseaux à celui des fibres ligneuses dans une couche de bois dépend de la pression sous laquelle cette couche a pris naissance;* plus cette pression est grande, plus ce rapport est défavorable au nombre des vaisseaux [1]).

---

1) Je fais remarquer que les expériences décrites ne permettent pas de décider, si la dépendance, dont il est ici question, est une dépendance directe ou indirecte; question théorique, dont je m'occuperai dans un autre Mémoire.

Qu'il me soit permis de rattacher à ces conclusions quelques considérations supplémentaires.

En ce qui concerne la dépendance des divisions cellulaires par rapport aux causes externes, nos connaissances sont encore trop imparfaites pour qu'il soit déjà possible d'établir à ce sujet des lois générales. Ce n'est pas non plus mon intention de rassembler ici tous les faits, relatifs à cette question, qui sont consignés dans la littérature botanique. Je ne veux rappeler qu'un seul de ces faits, qui forme en quelque sorte la contre-partie de celui que mes observations ont fait connaître. Il s'agit des résultats obtenus par M. Sorauer [1]) à l'occasion de recherches faites, dans un autre but, sur l'influence de l'humidité du sol sur la croissance de l'orge, recherches dont la valeur théorique, inconnue à cet auteur, fut révélée par M. Sachs dans son *Lehrbuch der Botanik* [2]) M. Sorauer cultivait des pieds d'orge dans des pots remplis de terre, la teneur en eau de cette terre étant maintenue constante pendant toute la période de végétation. Dans les différents pots, toutefois, cette teneur était différente. Il a trouvé ainsi, que les feuilles et les entre-nœuds des tiges étaient non-seulement d'autant plus développés que la proportion constante d'eau avait été plus grande dans la terre, mais qu'ils étaient aussi, dans la même mesure, composés de cellules plus nombreuses. Or, comme on peut admettre que les organes des plantes cultivées dans une terre plus humide étaient eux-mêmes plus riches en eau, et comme l'eau du contenu des cellules distend à proportion les parois cellulaires, il est permis de conclure, avec un grand degré de probabilité, que cette distension a exercé une influence favorable sur le nombre des divisions cellulaires dans les points de végétation. La distension des parois des cellules, par l'eau qui pénètre en abondance leur contenu, favorise donc ici la division cellulaire, de même que, dans le cambium, la compression des parois rend les divisions plus rares [3]). Peut-être cette règle est-elle d'une application générale dans le règne végétal.

---

1) P. Sorauer, *Einfluss der Wasserzufuhr auf die Ausbildung der Gerstenpflanze,* dans *Bot. Ztg.,* 1873, p. 145.

2) Sachs *Lehrb. d. Bot.,* 4e éd., p. 786.

3) Jusqu'à quel point les parois des cellules du cambium et du jeune bois sont réellement comprimées par la pression artificiellement augmentée du liber, ou jusqu'à quel point cette pression a seulement pour résultat de diminuer la distension des parois cellulaires par la turgescence du contenu, c'est là une question qu'il reste à examiner.

Dans notre seconde proposition, il y a lieu de distinguer entre les vaisseaux et les fibres ligneuses. L'affirmation, que les vaisseaux sont dans tous les sens d'autant plus larges que la pression est plus faible, découle directement des résultats de nos expériences. Celles-ci démontrent également cette même relation dans le diamètre radial des fibres ligneuses. Quant à l'accroissement de ces dernières dans le sens tangentiel, la conclusion qu'il dépend aussi de la pression se déduit surtout de la forme à peu près cylindrique de la couche de cambium. Par suite de cette forme, la croissance des jeunes cellules ligneuses dans le sens radial occasionne toujours une dilatation tangentielle, et l'influence ainsi exercée sur l'accroissement tangentiel est naturellement d'autant plus grande que la croissance radiale est plus considérable. Or comme celle-ci dépend de la pression, il est clair que la croissance dans le sens tangentiel doit en dépendre aussi [1]. Les cellules du parenchyme ligneux suivent évidemment, sous ce rapport, les mêmes lois que les fibres ligneuses.

La dépendance entre la croissance des parois cellulaires et la pression à laquelle elles sont soumises est un fait si parfaitement d'accord avec la théorie émise par M. Sachs [2] au sujet de cette croissance, qu'elle pouvait facilement en être déduite, et que, réciproquement, elle procure à cette théorie un soutien expérimental. Selon les vues de M. Sachs, en effet, parmi les causes de la croissance des parois cellulaires, la distension de celles-ci par le contenu des cellules joue un rôle important. Sans vouloir reproduire ici cette théorie universellement connue, je ferai seulement remarquer que par cette distension la distance des molécules cristalloïdes, qui d'après les recherches de M. Nägeli composent la membrane cellulaire, est augmentée, et que de nouvelles molécules cristalloïdes peuvent seulement être formées lorsque cette distance a dépassé une certaine grandeur. Toute distension doit donc agir favorablement sur la croissance en longueur [3]; réciproquement,

1) On peut admettre que la croissance dans le sens tangentiel, chez les cellules du cambium et chez les plus jeunes cellules du bois, est en partie une suite de la distension tangentielle de leurs parois; et puisque la pression contrarie la distension, il faut donc, à ce point de vue aussi, conclure à une influence de la pression sur la croissance dans le sens tangentiel.

2) Sachs, *Lehrbuch der Botanik*, 4e éd., p. 762.

3) Cela était aussi le cas dans les expériences sus-mentionnées sur la croissance de l'orge, où les dimensions plus grandes des organes dans les pots le mieux arrosés était due non-seulement au nombre plus grand des cellules, mais aussi aux dimensions plus grandes de ces cellules elles-mêmes.

une pression doit ralentir l'accroissement dans le sens où elle s'exerce, ainsi que cela a eu lieu dans nos expériences.

Notre troisième règle peut aussi être énoncée de la manière suivante: Lors du développement d'un groupe de cellules-filles du cambium, il y en a d'autant moins qui se transforment en cellules vasculaires et d'autant plus qui passent à l'état de fibres ligneuses, que la pression sous laquelle elles croissent est plus grande. Ou bien: *Une cellule-fille du cambium a d'autant moins de chances de devenir cellule vasculaire qu'elle se développe sous une pression plus grande;* pour la chance de devenir fibre ligneuse, c'est l'inverse. Nous avons donc ici le cas, dûment constaté, d'une différenciation morphologique dépendant d'une cause mécanique. Les exemples connus d'une pareille dépendance sont jusqu'ici en nombre relativement petit, de sorte qu'il n'est pas encore possible de ranger notre observation sous un point de vue plus général.

Un phénomène étroitement lié à cette règle, et qui a également été prouvé par les expériences décrites dans le chapitre précédent, est l'influence de la pression du liber sur les organes élémentaires qui, chez certaines espèces ligneuses, sont exclusivement propres au bois automnal. Dans mes expériences, ce cas s'est seulement présenté chez le *Corylus Avellana* et le *Carpinus Betulus*, où les cellules en question sont des trachéides vasculaires. La réduction artificielle de la pression du liber, durant la formation du bois automnal, a empêché la production ultérieure de ces organes élémentaires. Peut-être que la règle est d'une application plus générale, et que la pression exerce aussi une influence sur les quantités relatives d'autres organes élémentaires du bois.

V.

Influence de la pression du liber sur la production du bois automnal.

Les résultats expérimentaux qui ont été rapportés dans notre troisième chapitre et soumis à une discussion détaillée dans le quatrième, peuvent aider à expliquer la production du bois normal de l'automne. Pour parvenir à cette explication, en tant qu'elle soit possible aujourd'hui, je crois utile de préciser d'abord les caractères par lesquels le bois automnal ordinaire diffère du reste de la couche annuelle. C'est seulement en ayant ces différences présentes à l'esprit, qu'on sera en mesure de juger jusqu'à quel point une explication satisfaisante peut être donnée.

La dénomination de bois automnal est tout aussi inexacte, qu'est insuffisante dans beaucoup de cas la distinction des couches annuelles en deux zones: le bois de printemps et le bois d'automne. L'expression de bois automnal est inexacte, au moins pour les branches et les rameaux, parce que chez ceux-ci la zone externe de la couche annuelle se forme ordinairement en juillet ou au commencement d'août. Vers le milieu du mois d'août, en effet, l'accroissement normal du bois s'arrête dans les branches de la plupart de nos arbres et de nos arbrisseaux, indigènes ou généralement cultivés. Quant à la distinction susdite, elle est insuffisante, attendu que très souvent on peut distinguer nettement trois zones différentes. C'est ainsi que chez le *Syringa vulgaris*, par exemple, la masse fondamentale de la zone interne de la couche annuelle consiste en fibres libriformiennes, celle de la seconde zone, qui a à peu près la même épaisseur, en trachéides fibreuses, et celle de la zone externe, qui est très mince, en trachéides fibreuses aplaties. Ces zones se distinguent déjà à l'œil nu, l'interne ayant une couler plus jaunâtre, les deux externes une couleur plus blanchâtre. En pareil cas, il est donc nécessaire d'admettre, avec M. Rossmann 1), une zone de début, une zone moyenne et une zone de clôture. On peut alors, là où on le juge à propos, réunir les deux premières zones sous le nom de bois de printemps et appeler la dernière bois d'automne, afin de laisser subsister ces deux termes consacrés par un long usage.

Les caractères principaux qui rendent les couches annuelles visibles sont au nombre de quatre, et se laissent partager en deux groupes, suivant qu'ils se présentent chez toutes les espèces ligneuses ou sont bornés à un nombre d'espèces plus ou moins grand. Ceux qui ne manquent jamais sont:

1°. la largeur des cellules, en particulier dans de sens radial;
2°. le nombre et la largeur des vaisseaux.

Ceux qui se rencontrent plus rarement sont:

3°. l'espèce des organes élémentaires qui se trouvent dans les différentes zones;
4°. l'épaisseur absolue des parois des cellules.

Prenons d'abord les caractères du premier groupe. C'est sur eux exclusivement que repose la visibilité des couches annuelles à l'œil nu, soit que cette visibilité résulte des démarcations fines mais bien tranchées entre les fibres aplaties du bois automnal et

1) J. Rossmann, *Ueber den Bau des Holzes*, Frankfurt 1865, p. 41.

les fibres très larges du bois printanier de la couche annuelle suivante, soit qu'elle dérive de la plus grande abondance des vaisseaux, ou de l'existence d'un cercle de larges vaisseaux, dans le bois du printemps.

Chez toutes les espèces ligneuses où les couches annuelles sont visibles, les cellules du bois automnal sont plus étroites dans le sens radial que celles du bois printanier; elles sont, comme on l'exprime, aplaties tangentiellement. Quelquefois le diamètre radial des fibres ligneuses diminue progressivement depuis le commencement de la couche annuelle jusque dans le bois d'automne; d'autres fois le passage, à la limite de la zone moyenne et de la zone de clôture, est plus ou moins brusque. Comme, suivant M. Sanio 1), l'épaisseur absolue des parois est, — à un petit nombre d'exceptions près, dont il sera question à l'occasion du second groupe, — la même dans les différentes zones, le bois d'automne forme une masse ligneuse plus compacte que le bois du printemps.

Chez la plupart des espèces ligneuses, mais non chez toutes, les vaisseaux sont le plus larges et le plus nombreux dans la zone de début, et diminuent successivement en largeur et en nombre à mesure qu'on se rapproche de la périphérie de la couche (ex.: *Populus*, *Salix*). Dans la zone de clôture ils manquent alors souvent, ou bien ils y sont assez rares. Chez un grand nombre d'espèces ligneuses on trouve dans la zone de début un cercle de vaisseaux très larges, suivis immédiatement, en dehors, de vaisseaux beaucoup plus étroits (ex.: *Fraxinus*, *Quercus*, *Ulmus*). Jusqu'à présent je ne connais pas d'espèces ligneuses où les vaisseaux aient, sur toute l'épaisseur de la couche annuelle, une largeur exactement égale et une distribution parfaitement uniforme 2); toujours la largeur et le nombre décroissent vers l'extérieur.

Ce fait peut maintenant être expliqué par la variation que la pression du liber éprouve durant la période de végétation des arbres, et par les règles posées au chapitre précédent.

D'un côté, nous savons qu'au printemps, à l'époque où commence la formation du bois, la pression libérienne est faible; qu'elle augmente durant l'été, et devient enfin assez grande pour empêcher toute croissance ultérieure (voir Chapitre II).

D'un autre côté, nous savons que les fibres ligneuses sont

---

1) Sanio, *Bot. Ztg.*, 1863, p. 391.

2) M. von Mohl se prononce exactement de la même manière à ce sujet (*Bot. Ztg.*, 1862, p. 290).

d'autant plus larges dans le sens radial, et les vaisseaux d'autant plus larges et plus nombreux, que la pression libérienne (les autres conditions restant les mêmes) a été plus petite (Chapitre IV).

D'où cette conclusion:

Le fait, que la largeur radiale des fibres ligneuses ainsi que le nombre et la largeur des vaisseaux diminuent de dedans en dehors dans chaque couche annuelle du bois, s'explique en général d'une manière satisfaisante par l'accroissement continu de la pression du liber. Les deux principaux caractères du bois automnal peuvent donc être attribués à la très grande pression libérienne sous laquelle il a dû se développer [1]).

La productioin du cercle de vaisseaux, qui chez beaucoup d'espèces se trouve au commencement de chaque couche annuelle et qui est ordinairement déjà perceptible à l'œil nu, doit aussi être mise sur le compte de la faible valeur de la pression libérienne à l'époque où il prend naissance. Cela résulte du fait que, chez ces espèces, un nouveau cercle pareil peut apparaître, sous l'influence d'une diminution artificielle de la pression du liber, au moment de la formation de la zone moyenne (par ex. chez l'*Ulmus*, voir Chap. III).

Quant à savoir si d'autres causes entrent encore en jeu, si par exemple, la pression libérienne restant la même, des différences de structure analogues peuvent provenir de différences dans les matières nutritives ou dans la proportion d'eau, c'est une question à laquelle je ne veux pas toucher. Mes expériences démontrent bien que la pression du liber est une cause des phénomènes observés, mais elles ne prouvent nullement que ce soit la cause unique.

Il nous reste maintenant encore à parler des deux caractères accessoires, par lesquels, chez certaines espèces, le bois d'automne se distingue du bois précédent.

Une différence dans l'épaisseur absolue des parois ne se rencontre, d'après M. Sanio [2]), que rarement, et ne consiste alors qu'en un fort épaississement des parois radiales des éléments du bois d'automne. Il va sans dire que sous ce rapport on doit tou-

---

1) Cette proposition a déjà été énoncée, sous forme conjecturale, par M. Sachs, dans la première édition de son *Lehrbuch der Botanik,* 1868, p. 409; une communication préliminaire, tendant à montrer la justesse de cette conjecture, fut insérée par moi dans le *Opera IV,* p. 1.

2) *Bot. Ztg.*, 1863, p. 394.

jours comparer, dans les zones successives, des éléments de même espèce, attendu que des éléments d'espèce différente peuvent présenter, même dans l'étendue d'une seule zone, des différences d'épaisseur. Ce caractère du bois automnal dépend-il aussi, là où il existe, de la pression du liber? C'est ce que mes expériences ne nous apprennent pas.

Elles ne décident pas non plus si la pression du liber est pour quelque chose dans la différence qu'on observe, par rapport à la nature des organes élémentaires, entre la zone de début et la zone moyenne chez un petit nombre d'espèces ligneuses (par exemple chez le *Syringa vulgaris*, voir p. 62).

Un cas moins rare que les deux précédents est celui où le bois d'automne possède des organes élémentaires qui manquent dans les deux premières zones des couches annuelles de la même espèce, par exemple, des trachéides vasculaires chez le *Corylus* et le *Carpinus*. D'autres fois il arrive que le bois d'automne tout entier est composé d'une masse fondamentale différente de celle de la zone moyenne, comme on le voit par exemple chez le *Fraxinus excelsior* et l'*Ailantus glandulosa*; chez ces espèces, en effet, le bois d'automne est formé de parenchyme ligneux.

Pour ce dernier cas, mes expériences sur le *Corylus Avellana* et le *Carpinus Betulus*, fournissent quelque lumière, puisque chez ces espèces une diminution artificielle de la pression du liber, à l'époque de la production du bois autumnal, a empêché la formation ultérieure de trachéides vasculaires. Cette observation doit faire regarder comme probable que les différences accessoires, signalées ici entre le bois d'automne et le bois de printemps, seront aussi ramenées, par de nouvelles recherches, sous la dépendance de la pression du liber.

Explication des figures.

Toutes les figures représentent des coupes transversales des espèces ligneuses étudiées. Les vaisseaux y sont reconnaissables à des contours plus épais, tandis que les cellules à parois indiquées par des lignes doubles sont des fibres ligneuses, c'est-à-dire, suivant les espèces, des fibres libriformiennes ou des trachéides vasculaires. Les cellules dessinées en pointillé sont des cellules de parenchyme ligneux.

Les branches ont toutes été coupées dans l'année même où l'expérience avait eu lieu, et toutes, sauf celle qui a fourni les fig.

14 et 15, lorsque la production ligneuse y était déjà arrêtée depuis longtemps. Par suite, la série supérieure de cellules est toujours, à une couple d'exceptions près, la zone automnale (c. c.), soit celle du bois normal, soit celle du bois traumatique.

Dans toutes les figures, les contours extérieurs des cellules ont été relevés avec soin à la chambre claire, puis le dessin a été achevé en le comparant sans cesse avec la préparation. Le grossissement,

sauf pour les fig. 10 et 17, est toujours $\frac{250}{1}$.

Dans toutes les figures on doit entendre par:

$\frac{1872}{1871}$ la démarcation entre les couches annuelles de 1871 et de 1872.

c. le périmètre extérieur du bois, qui touche au cambium; le cambium lui-même n'est figuré nulle part.

b. la démarcation entre le bois formé avant le commencement de l'expérience et celui formé après.

m. les rayons médullaires.

Ière Section.

Diminution artificielle de la pression du liber (fig. 1—10).

P. I, II, Fig. 1—4. *Corylus Avellana.*

Fig. 1. Coupe transversale d'une jeune branche dans laquelle on a pratiqué, le 19 mai 1873, des incisions longitudinales. La couche annuelle 1873 était à ce moment déjà formée jusqu'à la ligne b. b.; ce qui se trouve au dessus de cette ligne s'est développé après la date susdite, entre les incisions longitudinales et par conséquent sous pression libérienne artificiellement réduite. L'abondance plus grande des vaisseaux dans ce bois, comparé au bois formé peu de temps avant le début de l'expérience, est très frappante. On voit aussi que le diamètre radial des cellules est plus grand dans le bois nouveau qu'au côté interne de la ligne b. b.

Fig. 2. Incisions longitudinales du 26 juin 1872. Le bois traumatique commence (en b. b.) par un cercle de vaisseaux, tandis que le bois normal formé peu de temps avant ne présente pas de vaisseaux dans la partie figurée.

Fig. 3. Incisions longitudinales du 26 juin 1872. Le bois traumatique commence (en b. b.) par des vaisseaux beaucoup plus nombreux et des fibres plus larges dans le sens radial que ceux du bois précédent.

Fig. 4. Incisions longitudinales faites le 20 août 1872, pendant la formation du bois d'automne. Au-dessous de la ligne b. b. se voit le bois automnal normal, dont la production a été arrêtée par le commencement de l'expérience. A sa place, il s'est formé une couche ligneuse à fibres élargies dans le sens radial, couche terminée (en c. c.) à une limite automnale propre. Les vaisseaux étroits, et les trachéides vasculaires du bois automnal normal sont suivis, dans le bois traumatique, de vaisseaux larges.

Pl. III, Fig. 5 et 6. *Viburnum Opulus.*

Fig. 5. Incisions longitudinales du 9 mai 1872. Le nouveau bois commence en b. b. par des vaisseaux plus nombreux et des fibres plus larges dans le sens radial.

Fig. 6. Incisions longitudinales faites le 25 août 1872, pendant la formation du bois d'automne. Celle-ci s'arrête à la suite de l'expérience, et, au lieu de trachéides fibreuses aplaties, il s'en forme de très larges.

Pl. III, Fig. 7. *Carpinus Betulus.*

Fig. 7. Incisions longitudinales faites le 20 août 1872, pendant la formation du bois automnal normal, à laquelle toutefois l'expérience met immédiatement fin. A sa place il se forme du bois à cellules larges et à vaisseaux nombreux. Aux vaisseaux étroits et aux trachéides vasculaires du bois automnal normal succèdent, dans le bois traumatique, des vaisseaux larges et ronds.

Pl. IV, Fig. 8 et 9. *Ulmus campestris.*

Fig. 8. Incisions longitudinales du 26 juin 1872. Le nouveau bois commence en b. b. par un cercle de vaisseaux de même largeur que ceux du bois printanier; ces vaisseaux sont, dans les deux cas, entourés de parenchyme ligneux paratrachéen. On voit d'ailleurs que le bois traumatique a des cellules plus larges que celles du bois normal adjacent.

Fig. 9. Incisions longitudinales du 11 juillet 1872. La formation des fibres aplaties et placées en petites séries radiales du bois d'automne avait déjà commencé; par l'effet de la diminution de pression, il s'est formé une couche de fibres plus larges, distribuées irrégulièrement.

Pl. V, Fig. 10. *Rhamnus cathartica.*

Fig. 10. $\frac{130}{1}$ (Fibres ligneuses indiquées par des contours simples). Incisions radiales du 17 mai 1873. La partie dessinée de

la couche annuelle 1872 montre que dans le bois normal les vaisseaux sont disposés en groupes, entre lesquels se trouvent des champs de fibres libriformiennes, dépourvus de vaisseaux. La couche annuelle 1873 débute normalement, par un cercle de vaisseaux larges; peu de temps après leur formation l'expérience a commencé (en b. b.), et le bois nouveau présente partout les vaisseaux distribués sans ordre dans le libriforme.

IIme Section.

Augmentation artificielle de la pression du liber (fig. 11—17).

Pl. V, Fig. II. *Populus canescens.*

Fig. 11. Ligature du 12 mai 1872. Tandis que le bois automnal normal de la couche annuelle 1871 est très mince, le bois de 1872, qui s'est développé sous la ligature, présente une couche très épaisse de fibres aplaties.

Pl. VI, Fig. 12 et 13. *Sambucus nigra.*

Fig. 12. Ligature du 17 mai 1872. Couche épaisse de fibres aplaties, avec très peu de vaisseaux.

Fig. 13. Coupe du bois normal de la même branche, destinée à montrer la très faible épaisseur du bois automnal normal.

Pl. VII, Fig. 14 et 15. *Salix aurita.*

Fig. 14. Ligature du 4 avril 1872; branche coupée le 23 juin 1872, avant le commencement de la production normale du bois d'automne. Les fibres ligneuses externes sont aplaties à peu près aussi fortement que celles du bois automnal normal de 1871.

Fig. 15. Bois normal de la même branche. Cette coupe, prise à 5 centimètres au-dessus de la ligature, au même côté que la préparation représentée dans la fig. 14, ne montre pas encore de fibres aplaties. La comparaison des deux figures donne une idée de l'influence de la pression sur l'épaisseur de la couche ligneuse et sur le nombre des divisions qui ont eu lieu dans les cellules du cambium.

Pl. VIII, Fig. 16. *Alnus glutinosa.*

Fig. 16. Ligature du 9 mai 1872. En b. b., par suite de la forte traction exercée sur le cordon, une couche de cellules a été déplacée latéralement et est morte; elle a pris en même temps une coloration brune. Cette couche de cellules était, au moment où la ligature fut appliquée, la dernière formée des couches de fibres ligneuses; elle indique par conséquent la limite entre le bois né-



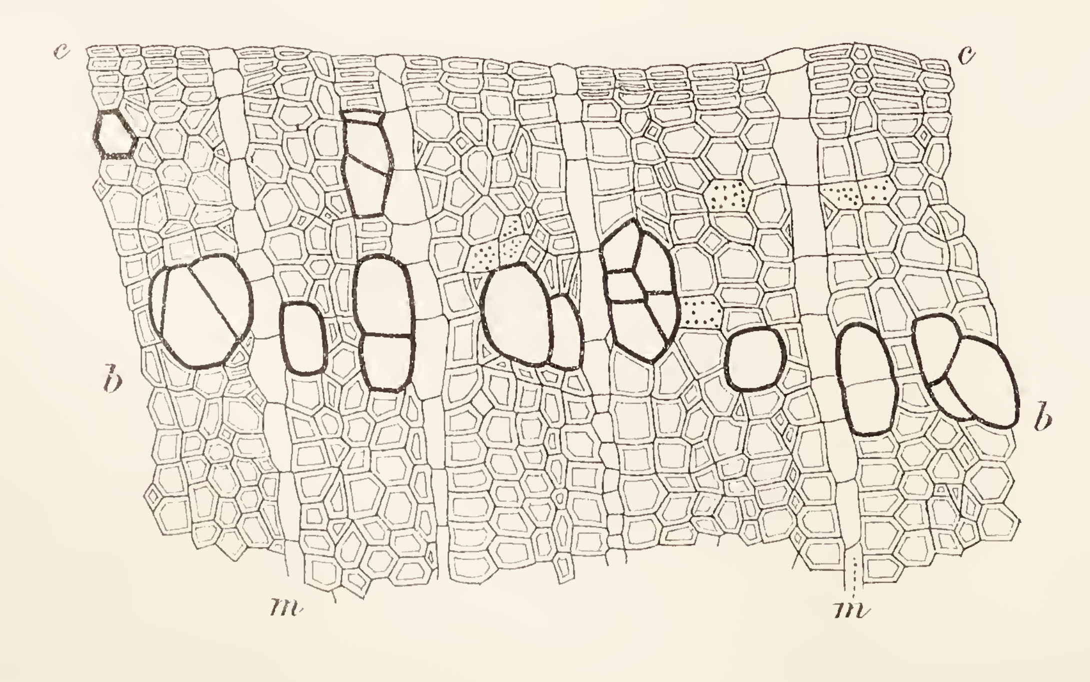
Fig. 1.

b b

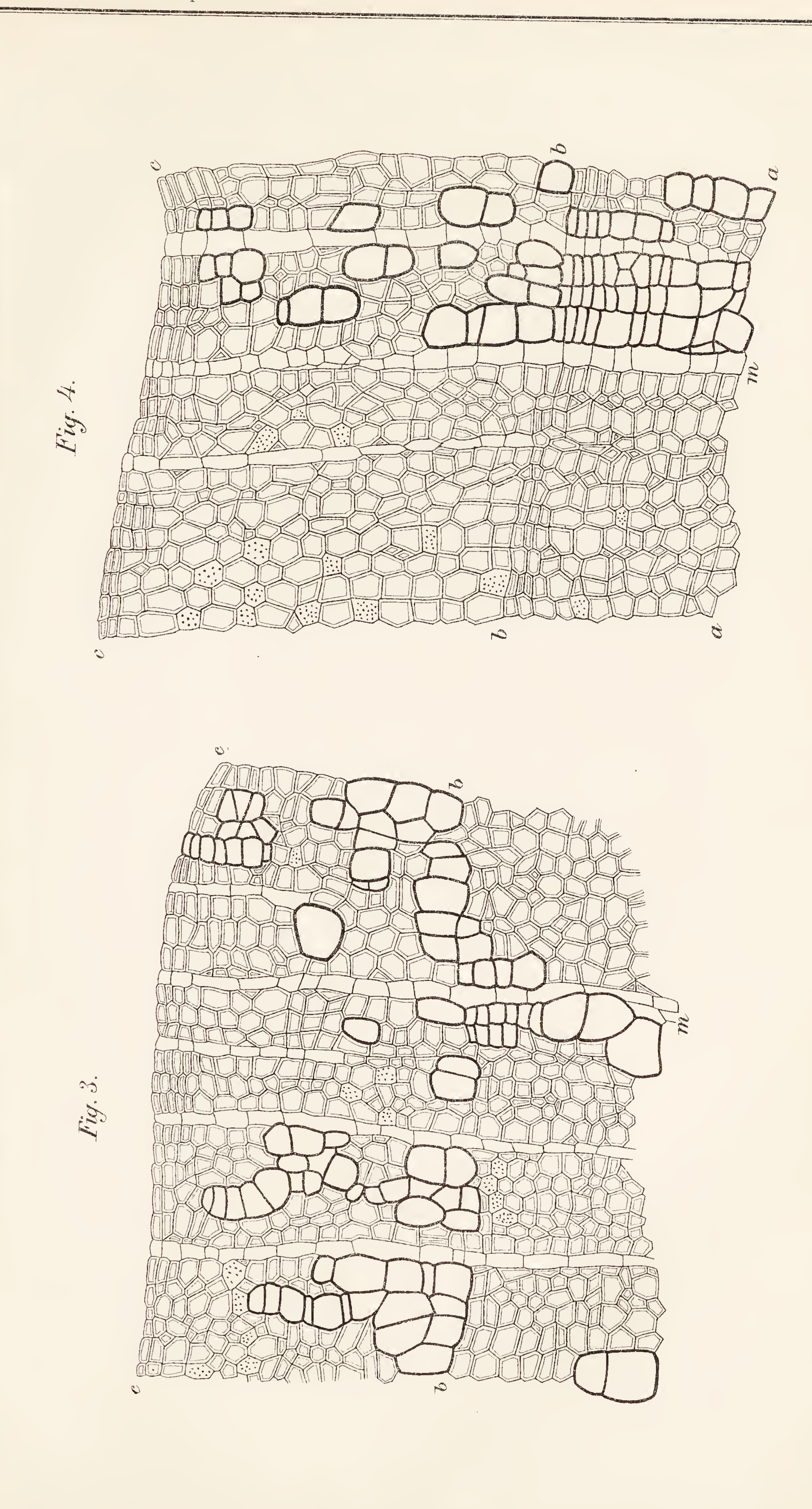
m

a a $\frac{1873}{1872}$

Fig. 2.



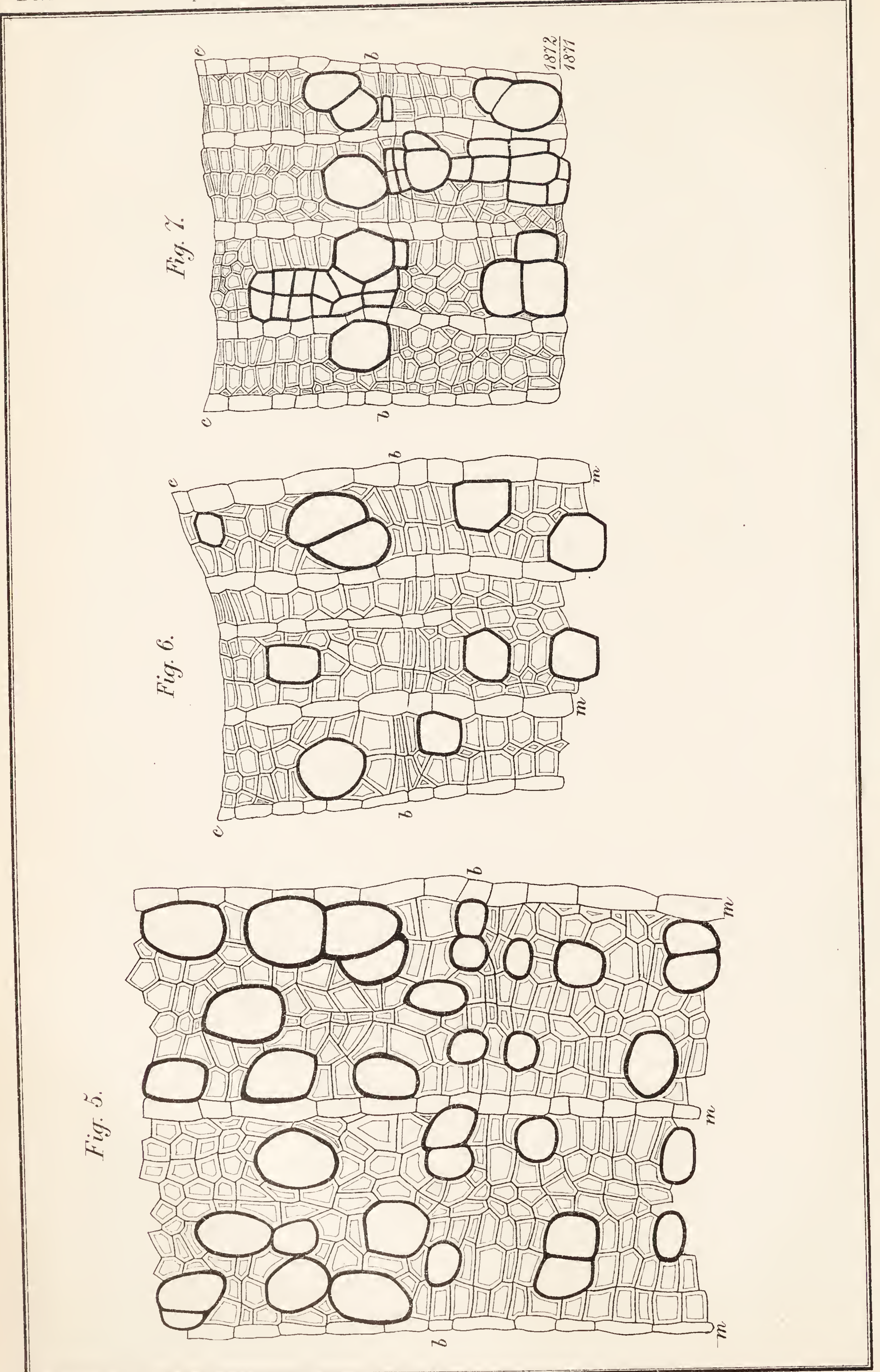
Lith. F^a P. W. M. Trap.



Lith. F^{a} P.W.M. Trap.







Hugo de Vries, Opera.

Lith. F^a P. W. M. Trap.

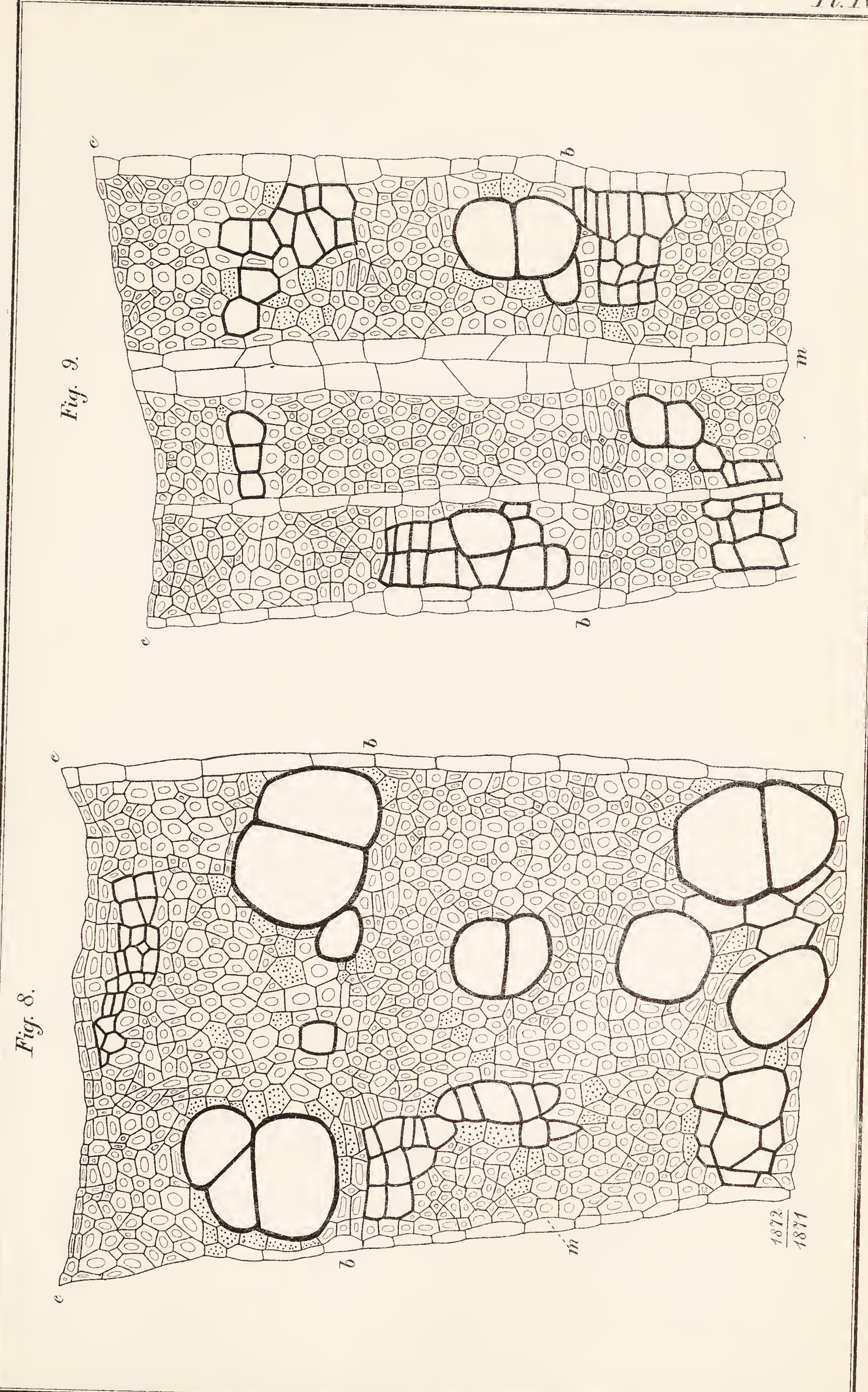


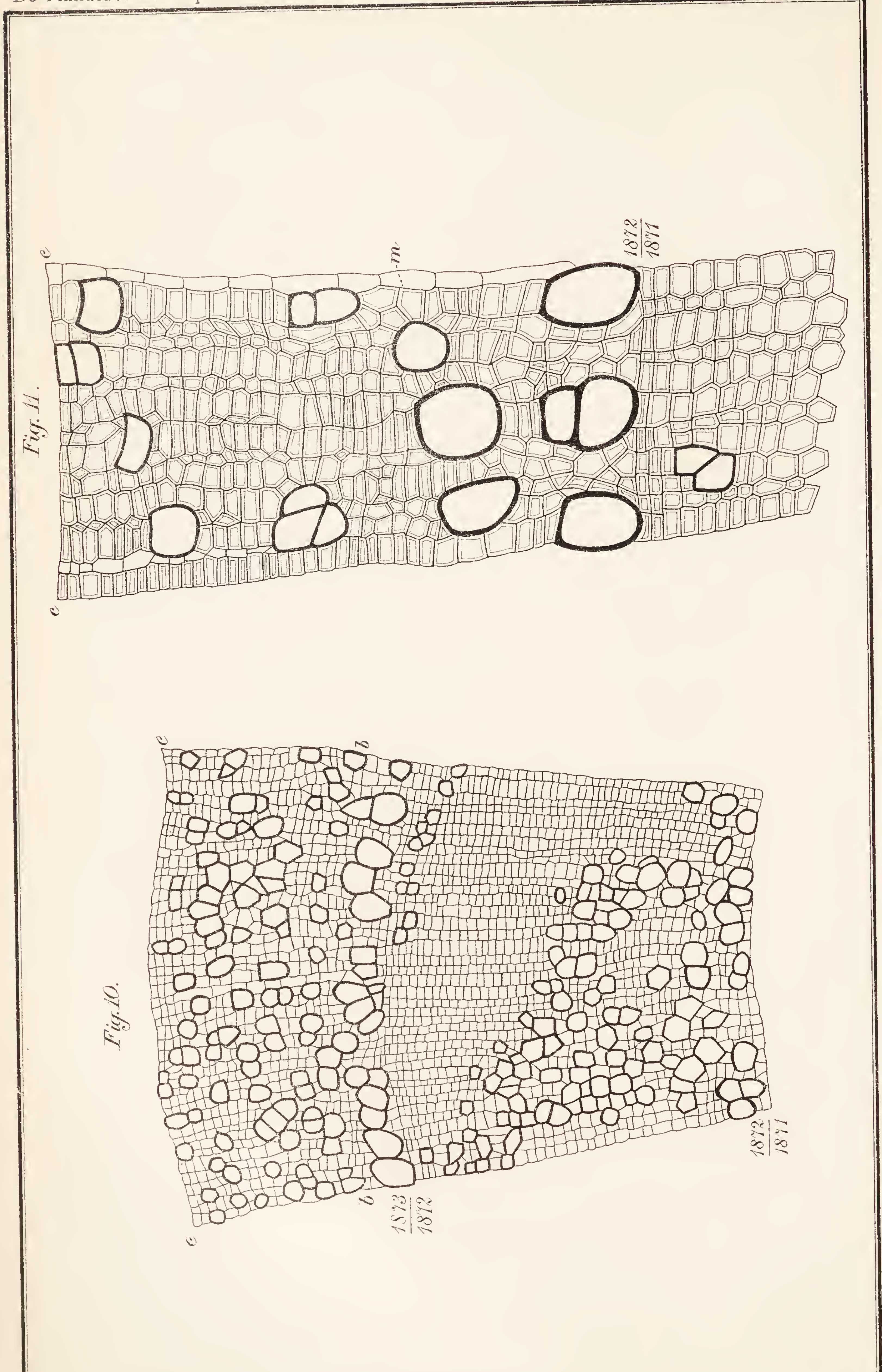
Fig. 9.

Fig. 8.

Lith. F^{a} P.W.M.Trap.







 Lith. Fa P.W.M. Trap.

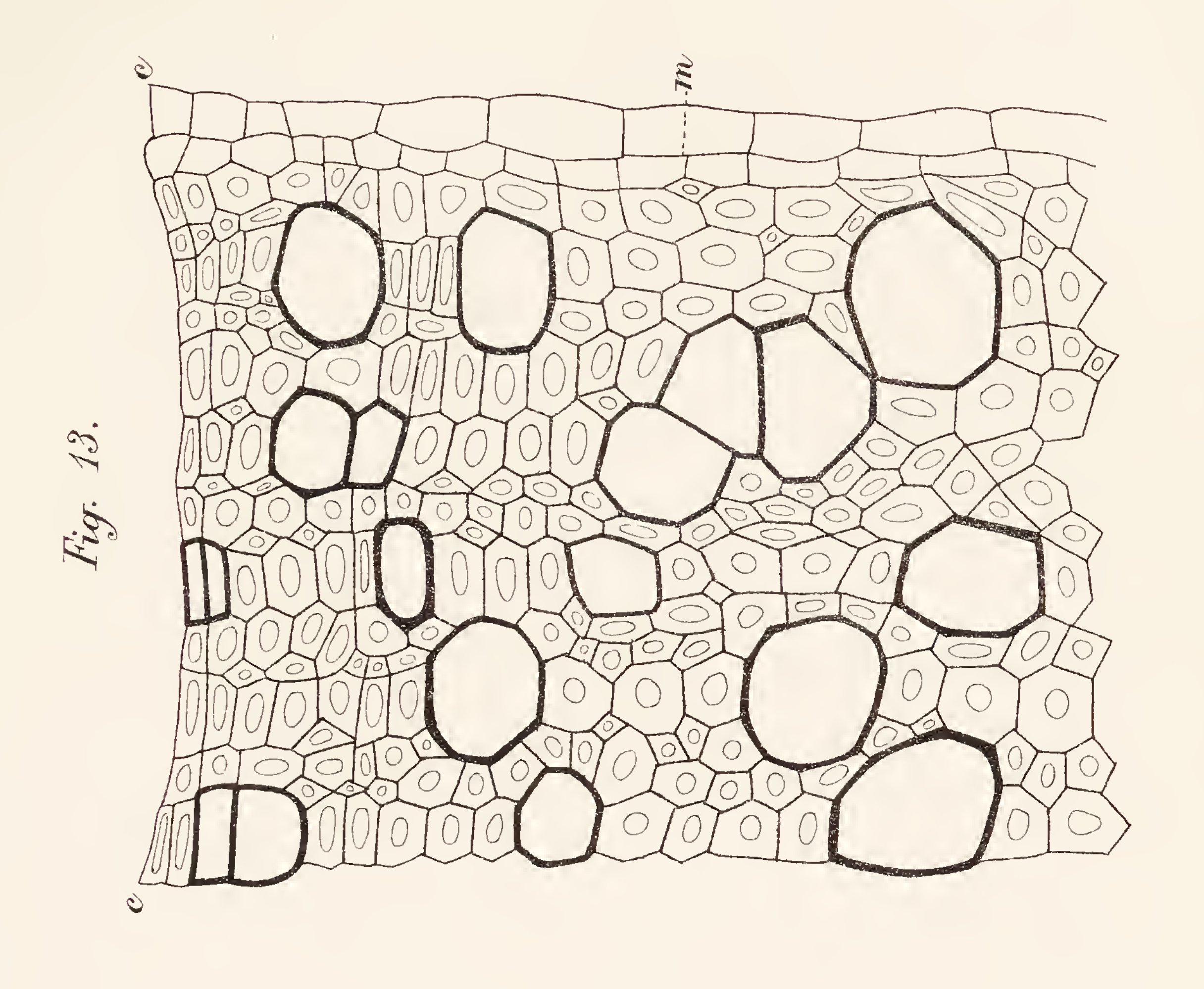


Fig. 13.

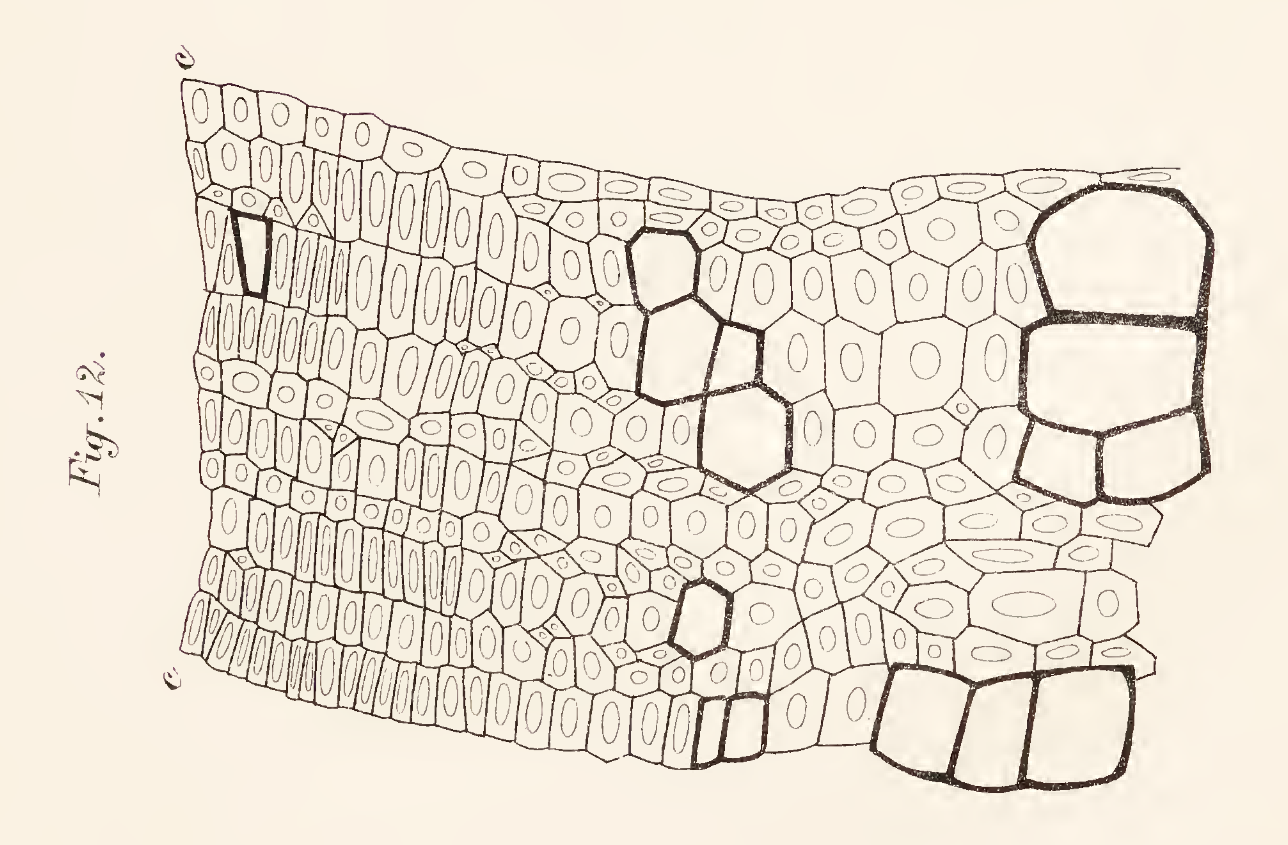


Fig. 12.

Lith. Fa P.W.M.Trap.





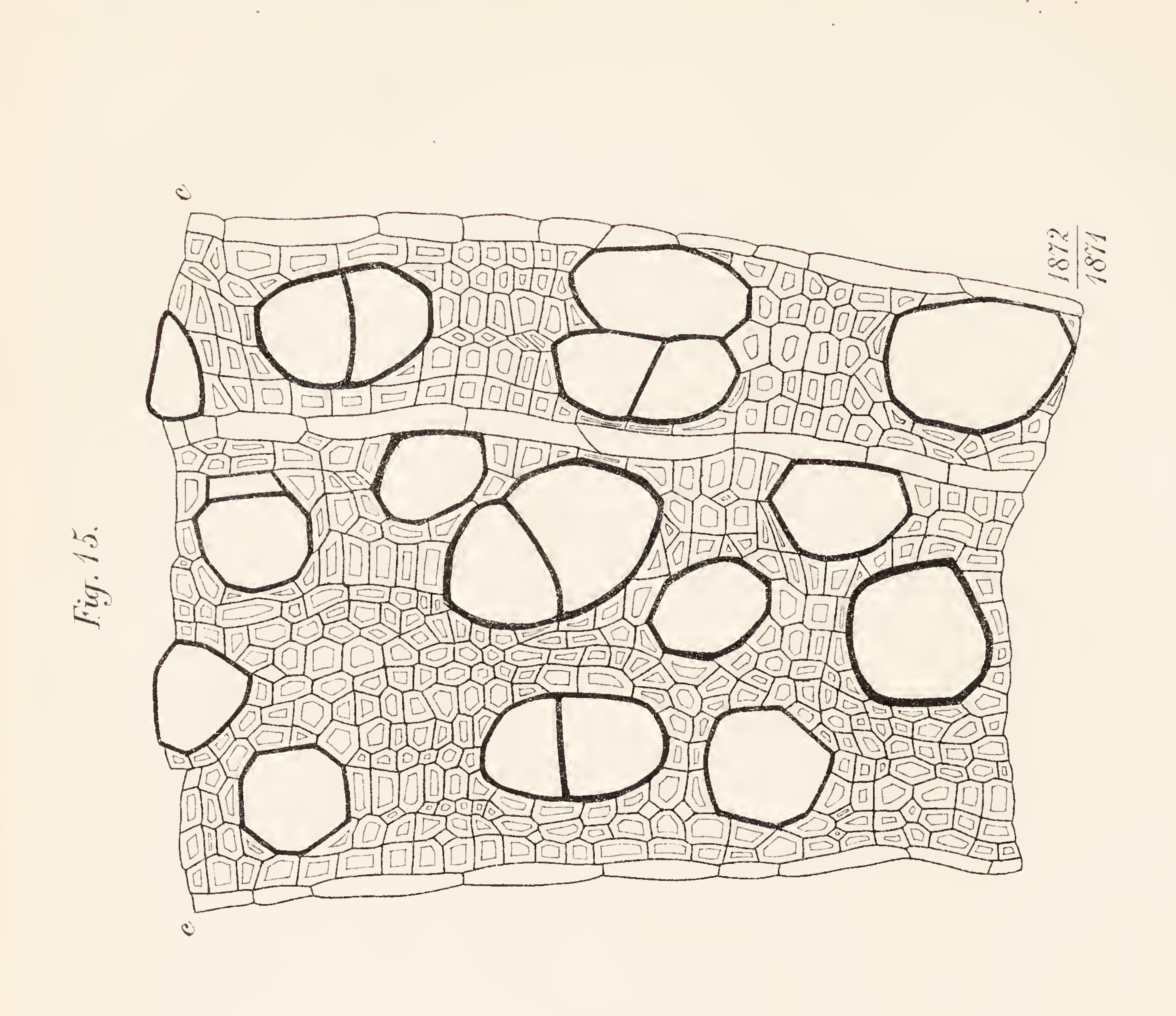


Fig. 15.

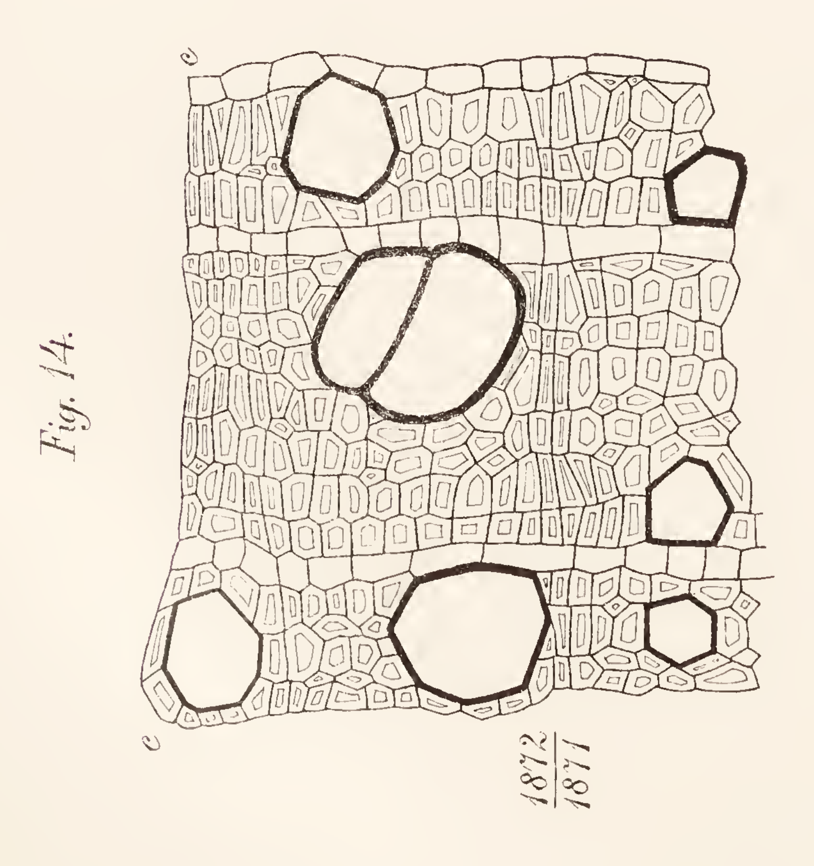
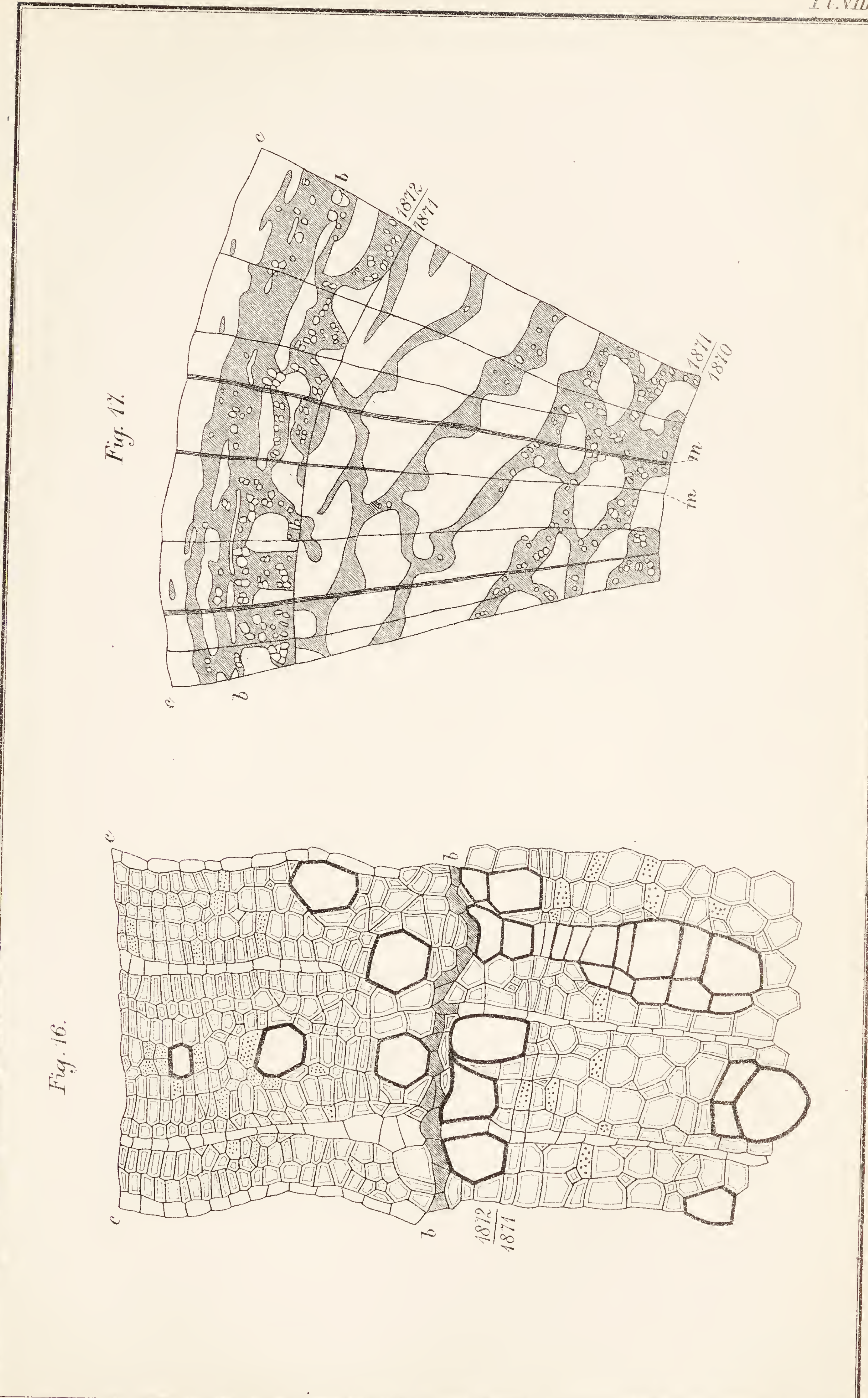


Fig. 14.

Lith Fa P.W.M. Trap.


Fig. 17.
c
b
1872/1871
1871/1870
m
c
b
Fig. 16.
c
b
c
b
1872/1871



avant le début de l'expérience et le bois né après. L'influence de l'augmentation de pression, toutefois, ne se fait sentir que plus tard. La portion dessinée de la couche annuelle 1871 permet la comparaison entre le bois anormal et le bois normal. Cette comparaison montre dans le second une couche très mince, dans le premier une couche très épaisse de fibres aplaties.

Pl. VIII, Fig. 17. *Sarothamnus vulgaris.*

Fig. 17. Grossissement 1 : 37,5. Ligature du 9 mai 1872. Les groupes de vaisseaux sont distingués par des hachures, les champs de libriforme ont été laissés en blanc; les vaisseaux larges ont seuls été dessinés. La couche annuelle 1871 fait connaître la structure normale du bois; celle de 1872 commence de la même manière, et montre ensuite un groupe vasculaire concentrique, auquel succède une couche de fibres ligneuses ne contenant que de très rares petits groupes vasculaires. Cette couche presque dépourvue de vaisseaux est le bois qui a pris naissance sous la pression artificiellement augmentée.

(Archives Néerlandaises des Sciences exactes et naturelles 1. XI, 1876, p. 1).

UEBER WUNDHOLZ.

Seit einigen Jahren habe ich die Abweichungen, welche die normale Thätigkeit des Cambiums durch äussere Eingriffe erleidet, zum Gegenstand einer Untersuchung gemacht. Ich hoffte auf diesem Wege wenigstens einiges Licht werfen zu können auf die Ursachen, welche die normalen Wachsthumsvorgänge des Cambiums beherrschen, und es schien mir, dass diese Ursachen wenigstens zum Theil der physiologischen Forschung zugänglich gemacht werden konnten.

Im Jahre 1868 wurde von Sachs [1]) die Vermuthung ausgesprochen, dass der Unterschied zwischen dem Frühlingsholz und dem Herbstholz auf dem veränderlichen Druck beruhe, den das Cambium und Holz von der umgebenden Rinde erfährt; dieser Druck ist bekanntlich im Sommer bedeutend grösser als im Frühjahr. Diese Vermuthung wurde von mir 1872 experimentell bestätigt. Später gelang es mir nachzuweisen, dass die Abhängigkeit der Herbstholzbildung von dem Rindendruck nur einen speciellen Fall einer allgemeinen Regel darstellt. Ich zeigte, dass zu jeder Jahreszeit nach künstlicher Druckverminderung die neuen Holzschichten weitzelliger und gefässreicher sind, während umgekehrt durch Druckerhöhung jedesmal die Entstehung von engzelligem, gefässarmen Holz veranlasst werden kann [3]). In jenen Versuchen wurde die Verminderung des Rindendruckes durch Längseinschnitte in die Rinde herbeigeführt; es lag nahe, nun auch den Einfluss anderer Verwundungen auf das Holzwachsthum zu untersuchen. Zumal quere Wunden waren zu studiren; ihre Folgen müssten doch voraussichtlich von denen der Längswunden am meisten abweichen. Bei diesem Studium ergab sich bald eine so erhebliche Abweichung des Wundholzes vom normalen Holzbau, dass es durchaus nothwendig erschien der physiologischen Erforschung der hier beobachteten Erscheinungen eine ausführliche anatomische Untersuchung der betreffenden Gewebspartien vorangehen zu las-

---

1) Sachs, Lehrb. d. Botanik, 1. Aufl. 1868, S. 409.

2) *Opera IV*, p. 1; cf. Sachs, Lehrb. d. Bot. 4. Aufl. 1874. p. 784.

3) *Opera IV*, p. 14; die ausführlichere Beschreibung der dort nur vorläufig mitgetheilten Befunde findet sich in der *Opera IV*, p. 26.

sen. Um so mehr war dies der Fall, als ein ausführliches Studium der Literatur lehrte, dass die fraglichen Abweichungen bis jetzt zum Theil noch gar nicht, zum Theil nur fragmentarisch beobachtet, und wohl nie zum Gegenstand einer zusammenhängenden Untersuchung gemacht worden waren.

Die Resultate der erwähnten anatomischen Untersuchung über das um quere Wunden entstehende Wundholz übergebe ich in dem vorliegenden Aufsatz der Oeffentlichkeit. Die physiologische Verwerthung der mitgetheilten Thatsachen behalte ich mir für eine spätere Arbeit vor, deren nächste Aufgabe ich am Schlusse klar zu legen versuchen werde. Die Verwundungen, deren Folgen hauptsächlich untersucht wurden, waren Ringwunden und einseitige, quere und schiefe Einschneidungen. Als Anhang dazu ist ferner die Holzbildung an abgelösten Rindenstreifen, und der Einfluss von oberflächlichen, das Cambium nicht erreichenden Wunden berücksichtigt worden.

Die botanische Literatur enthält eine lange Reihe von Aufsätzen über die Folgen von Verwundungen an Bäumen. Zum Theil behandeln diese nur die äussere Form der Ueberwallungswülste, und beschreiben die Vernarbungsvorgänge nur insofern, als sie sich mit dem unbewaffneten Auge wahrnehmen lassen. Die microscopischen Arbeiten auf diesem Gebiete behandeln hauptsächlich das Callusgewebe, und die Holzbildung in diesem. Sie führten zu der Kenntniss der Thatsache, dass der aus den Wundflächen hervorwachsende Callus anfänglich ein homogenes Gewebe darstellt, das sich später durch eine Korkschicht nach aussen abschliesst, und in welchem sich bald eine meristematische Schicht differenzirt, deren Zellen ungefähr eben so hoch als breit sind. Aus diesem Callusmeristem entsteht zunächst noch Callusgewebe, bald aber nach innen eine Zwischenform zwischen diesem und Holz, und nach aussen bastähnliches Gewebe. Später verwandelt sich das Callusmeristem in gewöhnliches Cambium, und sind seine Producte dementsprechend gewöhnliches Holz und Bast. Jene Zwischenformen können wir als *Callusholz* und Callusbast bezeichnen. Vieles Einzelne ist über sie bekannt, eine genaue Beschreibung ihres Baues und ihrer Entstehung fand ich in der mir zugänglichen Literatur nicht.

Auch in der Nähe der Wunde, aus dem benachbarten Cambium entsteht abnormales Holz. Auch dieses Wundholz war, zumal früher, oft Gegenstand der Untersuchung. Ihm sind nämlich die meisten der Beobachtungen entnommen, welche in dem bekannten

Streit über die Knospenwurzeltheorie von Du-Petit-Thouars, sowohl von deren Vertheidigern als von ihren Gegnern als Beweise für ihre Ansichten angeführt wurden. Mehrere werthvolle Einzelheiten wurden dabei an's Licht gefördert; irgend welche Einsicht in den Bau der betreffenden Schichten aber nicht erreicht.

Da in meiner Abhandlung die Darstellung der Einzelheiten nicht der Zweck ist, sondern nur das Mittel um den gesetzmässigen Zusammenhang der beobachteten Erscheinungen klar zu legen, erscheint es als von untergeordneter Wichtigkeit, was von dem hier mitgetheilten gelegentlich schon von Anderen gesehen ist. Aus diesem Grunde glaube ich eine ausführliche Besprechung der einschlägigen Literatur gänzlich unterlassen zu dürfen, und werde besser stellenweise einige der wichtigeren Beobachtungen anderer Forscher erwähnen.

Die abnormal gebauten Holzpartieen, welche aus echtem Cambium in der Nähe von queren Wunden entstehen, sind in der vorliegenden Untersuchung Hauptsache; das Callusholz hat nur in zweiter Linie Werth. Ich nenne sowohl jene als das Callusholz *Wundholz*, wie überhaupt *alles Holz, das in der Nähe einer Wunde entsteht, und vom normalen Holzbau der Species abweicht*, Wundholz zu nennen ist. Also ist auch das weitzellige gefässreiche Holz, das neben Längswunden entsteht als Wundholz zu betrachten. Dieses kommt in den folgenden Mittheilungen aber nur nebenbei in Betracht; es ist deshalb unter dem Ausdruck Wundholz, wenn er ohne weitere Zusätze benützt wird, hier stets speciell das Wundholz an queren (resp. schiefen) Wunden und das Callusholz zu verstehen.

Gegenüber dem regelmässigen Bau der normalen Holzschichten zeigt das in der Nähe von Querwunden gebildete Wundholz gewöhnlich auf dem ersten Blick eine so grosse Unregelmässigkeit dass es ohne sehr genaue Untersuchung und Vergleichung verschiedener Fälle nicht möglich scheint, eine Beziehung zwischen ihm und dem normalen Holz aufzufinden. Untersucht man aber eine grössere Reihe von Wundholzbildungen, so trifft man darunter gewöhnlich auch solche an, welche eine klare Einsicht gestatten; und mit deren Hülfte kann man dann leicht auch in den verwickelteren Fällen das Wichtige von dem Nebensächlichen unterscheiden.

In solchen klaren Fällen erkennt man nun, dass das Wundholz von dem auf seiner Innenseite angrenzenden, vor dem Verwunden schon dagewesenen normalen Holz vollkommen scharf und ohne Uebergang abgegrenzt ist. Ferner findet man, dass der Bau des

Wundholzes selbst keineswegs überall derselbe ist. Erstens zeigt schon seine innerste, zuerst gebildete Schicht in verschiedenen Entfernungen von der Wunde eine verschiedene Zusammensetzung; sie weicht vom normalen Holzbau um so mehr ab, je näher der Wunde man sie untersucht. Zweitens ist der Bau des Wundholzes auch in jeder einzelnen Horizontalschicht nicht constant, sondern in jeder Höhe sind die nach aussen aufeinanderfolgenden Schichten dem normalen Holz um so ähnlicher, je später sie nach dem Augenblick der Verwundung entstanden, je weiter sie also von der innersten Wundholzschichte entfernt sind. Nach Verlauf längerer oder kürzerer Zeit nach der Verwundung wird dann, zumal wenn die Wunde vollständig vernarbt war, auf der Aussenseite des Wundholzes wieder normales Holz abgelagert; eine scharfe Grenze nach aussen besitzt das Wundholz also nicht.

Man kann sich dieses Verhältniss vielleicht am einfachsten durch folgende Betrachtung klar machen. Der Einfluss der Verwundung ist ein plötzlicher; er ist in der unmittelbaren Nähe der Wunde am grössten, und nimmt von da aus mit zunehmender Entfernung von der Wunde ab. Die einmal eingetretene Aenderung nimmt in den nachfolgenden Holzschichten nicht mehr zu, sondern stets ab; höchstens bleibt sie einige Zeit lang ungefähr constant. M. a. W., während und nach der Vernarbung der Wunde kehrt die Thätigkeit des Cambiums allmählig wieder zur normalen zurück. Die erste plötzlich eingetretene Abweichung ist also eine primäre Erscheinung, der gegenüber die übrigen nur secundäre Folgen der Wunde sind. Dieser Unterschied scheint mir für eine spätere physiologische Behandlung des Thema's von prinzipieller Bedeutung. Um ihn gleich bei der anatomischen Beschreibung hervorzuheben, werde ich *die inneren, nach der Verwundung zuerst entstandenen Wundholzschichten, soweit sie den Bau der allerersten noch unverändert beibehalten, primäres Wundholz* nennen, *alle folgenden Schichten* dagegen, als *secundäres Wundholz* zusammenfassen. Die Anwendung dieser Bezeichnungen bei der anatomischen Darstellung wird übrigens, wie ich hoffe, ihre Zweckmässigkeit darthun.

Betrachten wir nun die innerste Schicht des Wundholzes genauer, so sehen wir, dass ihre Zellen in der nächsten Nähe der Wunde abnormal kurz sind, und zwar ist durchschnittlich jede Zelle um so kürzer, je näher sie der Wunde liegt. In etwas grösserer Entfernung haben alle Zellen die normale Länge, obgleich der Bau des Holzes noch abnormal ist. Dieses giebt mir Veranlassung zur Unterscheidung von zwei Zonen im primären Wundholz, eine

kurzzellige, der Wunde am nächsten liegende, und eine entferntere *langzellige* (von normaler Zellenlänge).

Das Gesagte galt für die innerste, primäre Schicht des Wundholzes. Bei Vergleichung der in radialer Richtung auf einander folgenden Schichten findet man nun, dass in der Höhe der langzelligen Zone die Länge der Zellen immer die normale bleibt. In der kurzzelligen Zone nimmt die Zellenlänge, nach der Vernarbung, nach aussen immer zu, bis sie wieder normal geworden ist. Dann aber ist die Grenze des Wundholzes erreicht, indem fernerhin nur noch normales Holz an dieser Stelle gebildet wird. Wir können also die Bezeichnungen des langzelligen und des kurzzelligen Wundholzes auch auf die äusseren secundären Schichten anwenden.

Das Callusmeristem besteht gleich nach seiner Entstehung aus (im Tangentialschnitt betrachtet) isodiametrischen Zellen, das anfangs aus ihm hervorgehende Holz ist also kurzzellig. Die nach und nach entstehenden Schichten weisen aber eine immer grössere Zellenlänge auf, bis endlich die normale Länge und damit die äussere Grenze der Wundholzbildung erreicht wird. Alles aus dem Calluscambium entstandene Wundholz ist also kurzzellig.

Das Callusholz ist dem undifferenzirten Callus gegenüber als secundäre Erscheinung aufzufassen. Dazu kommt, dass seine innersten Schichten in jeder Hinsicht am meisten vom normalen Holzbau abweichen, während die folgenden immer mehr mit diesem übereinstimmen. In dieser wichtigen Eigenschaft stimmt das Callusholz ganz mit dem secundären Wundholz überein. Auch schliesst es sich an dieses ohne jede Grenze an, und es wird daher zweckmässig sein *beide Gewebepartieen unter dem Namen secundäres Wundholz zusammenzufassen.*

Das Mitgetheilte möge zur vorläufigen allgemeinen Orientirung und zum Verständniss der anatomischen Beschreibungen dienen. Diese Beschreibungen selbst habe ich immer möglichst kurz gefasst, um dadurch diejenigen Verhältnisse, welche mir für meinen Zweck die wichtigsten schienen, besser hervorheben zu können. Auch erlaubte der Umfang dieser Arbeit eine bis in's feinste Detail gehende Behandlung aller Versuchsreihen nicht. Ich habe deshalb hier nur beispielsweise einen Fall ausführlich beschrieben, und finde vielleicht später Gelegenheit andere wichtige Fälle in gleicher Weise zu behandeln. Zu dieser ausführlichen Besprechung habe ich einen möglichst schematischen Fall ausgewählt, in welchem keine Callusbildung stattgefunden hatte, und der Bau der nacheinander abgelagerten Wundholzschichten noch kaum

eine merkbare Verschiedenheit darbot. Dieser Fall schien mir am meisten geeignet, um den anatomischen Bau der zuerst gebildeten, primären Schicht des Wundholzes klar zu legen, von deren Kenntniss die Behandlung der übrigen Schichten nothwendigerweise ausgehen muss.

Es erübrigt noch, einiges über die benützten Arten und Zweige, sowie über die Ausführung der Versuche selbst mitzutheilen.

Im Ganzen sind etwa fünfzig der bei uns am häufigsten wildwachsenden und cultivirten Laubbäume und Sträucher in die Untersuchung hineingezogen. Dabei wurden gewöhnlich in jeder Versuchsreihe eine oder zwei Arten eingehender studirt, während die übrigen nur vergleichsweise untersucht wurden. Die Untersuchung galt in allen Fällen nur dem Holz; der Bast wurde nur gelegentlich mit berücksichtigt, und ist von den Mittheilungen in dem vorliegenden Aufsatze gänzlich ausgeschlossen. Ich glaube, dass durch die Thatsache, dass sich alle untersuchten Species in der Hauptsache gleich verhielten, die allgemeine Gültigkeit meiner Resultate hinreichend bewiesen wird.

Für die Versuche wurden meist junge Zweige benutzt, da in diesen das Dickenwachsthum am ausgiebigsten ist. Auch aus einem anderen Grunde war ich gezwungen fast ausschliesslich junge Zweige zu benutzen. In jeder Versuchsreihe müssen immer zahlreiche Versuche, jeder mit zahlreichen verschiedenen Arten angestellt werden, weil erstens viele Einzelversuche durch Absterben der Zweige oder aus anderen Gründen verloren gehen, und zweitens, weil nicht jede Art sich für jeden Versuch in solcher Weise eignet, dass die späteren anatomischen Befunde in jeder Hinsicht klar und beweiskräftig sind. Die Zweige, mit denen die Versuche angestellt waren, wurden meist erst im Winter abgeschnitten und untersucht, die radiale Reihenfolge der Holzschichten giebt dabei den Gang der Entwickelung an; in vielen Fällen wurden die Zweige aber auch im Sommer zur Untersuchung junger Gewebe im frischen Zustande eingesammelt.

In diesem Aufsatze erwähne ich nur selbstgemachter einfacher Wunden; sowohl zufällige oder natürliche Verletzungen als die complicirteren Fälle sind von der Besprechung ausgeschlossen. Ich habe oft die Gelegenheit gehabt, solche zu untersuchen und mich überzeugt, dass ihre Wundholzbildungen sich in diesen Fällen nach den für die einfachen Wunden aufgefundenen Principien erklären liessen. Ferner erwähne ich nur der Wundholzbildungen, welche in demselben Sommer, in welchem ich die Wunde gemacht

hatte, um diese herum abgelagert worden sind; die dickeren Schichten, welche sich um klaffende Wunden im Lauf mehrerer Jahre absetzen, lassen sich leicht erklären, wenn man ihre ersten Anfänge genau kennt. Fast ausnahmslos habe ich meine Versuchszweige spätestens im ersten, auf den Versuchsanfang folgenden Winter abgeschnitten.

§. 1. *Ausführliche Beschreibung des Wundholzes am oberen Rande einer Ringwunde bei Caragana arborescens.*

Ueber die zahlreichen anatomischen Einzelheiten, welche ich in dieser Arbeit besprechen muss, wird man, wie ich glaube, am leichtesten einen klaren Ueberblick bekommen, wenn ich gleich am Eingange eine vollständige Beschreibung eines einzelnen Beispieles gebe. Und zwar eignet sich dazu weitaus am besten ein solcher Fall, wo das primäre Wundholz nicht nur in schöner Ausbildung, sondern dazu in ungewöhnlich dicker Schicht, und mit vollständigem oder fast vollständigem Ausschluss des secundären Wundholzes auftritt. Kennt man einmal das primäre Wundholz genau, so wird es leicht sein sich über den Bau des secundären zu orientiren.

Unter meinen Versuchszweigen empfiehlt sich zu diesem Zwecke ein Zweig von *Caragana arborescens*, den ich am 23. April 1873 geringelt habe. Ich gebe hier die Beschreibung des Wundholzes dieses Zweiges, und zwar nur desjenigen Wundholzes, das am oberen Rande der Ringelblösse abgelagert worden ist.

Der Versuchsast war ein sechsjähriger, und am Ende des Versuchs, mit der Rinde 6 Mm. dick. Bei der Operation wurde eine 9 Mm. breite ringförmige Zone des Bastes entfernt; die Oberfläche des entblössten Holzes trocknete bald in dem Maasse aus, dass die Wunde an beiden Schnitträndern sich ohne jede Callusbildung vernarbte. Wie die spätere Untersuchung lehrte, hatte die Holzbildung an dem Tage, wo der Zweig geringelt wurde, in ihm schon längst angefangen. Am 17. November desselben Jahres, gleich nach dem Abfallen der Blätter, also auch nach vollständigem Abschluss der Holzbildung, wurde der Zweig abgeschnitten. Am oberen Rande der Ringelung war keine Wulst entstanden; an dieser Stelle war die Dicke des Astes nicht merklich grösser, als in einiger Entfernung oberhalb der Wunde.

Bevor ich den Bau des Wundholzes beschreibe, erscheint es wünschenswerth den normalen Holzbau unserer Pflanze kurz zu schildern.

Das normale Holz von Caragana arborescens besteht nach der Angabe Sanio's 1), welche ich vollständig bestätigen kann, aus Libriformfasern, Gefässen, gefässähnlichen Tracheïden und Holzparenchymersatzfasern. Es ist also eine von den wenigen bekannten Holzarten, denen das eigentliche, durch Quertheilung aus den Cambiumzellen entstandene Holzparenchym fehlt. Die Grundmasse des Holzes bilden die Libriformfasern; zwischen ihnen kommen die übrigen Elementarorgane nicht zerstreut vor, sondern diese bilden zusammen Gruppen, welche von der Grundmasse scharf getrennt sind, und selbst keine Libriformfasern enthalten. (In der Fig. 2 auf Tafel I. ist von a′) bis a das normale Holz dreier Jahresringe bei schwacher Vergrösserung dargestellt; die aus Libriformfasern (l) bestehende Grundmasse ist weiss gelassen, die Gefässe (RG, KG) und die übrigen Zellen der Gefässgruppen (EG) sind eingezeichnet; m Markstrahlen; a, a′, a″, a‴ Jahresringgrenzen). Diese Gruppen bestehen zum grössten Theil aus Gefässen, und sind dem blossen Auge auf dem Querschnitt als helle Linien sichtbar, welche das Holz in schief-tangentialer Richtung durchsetzen. Die Gefässe dieser Gruppen sind von zweierlei Art; entweder runde, (Fig. 2, RG, KG) welche im Frühlingsholz sehr weit sind, in jedem Jahresring nach aussen zu an Weite abnehmen, und die eigentlichen sogenannten Holzröhren darstellen; oder enge, im Querschnitt länglich viereckige (E G), deren Zellen zwar die den Gefässwandungen eigene Sculptur zeigen, aber fast ganz die Form der Cambiumfasern beibehalten haben, und also mit ihren spitzen Enden zwischen einander liegen, ohne zu geraden Röhren zu verschmelzen. Ihre schiefen Endwandungen sind häufig von einem runden Loch perforirt; vollkommen ähnliche Zellen, denen diese Perforation fehlt, nennt *Sanio* gefässähnliche Tracheiden. Diese beiden Formen lassen sich im Querschnitt gar nicht und auf Tangentialschnitten nur selten von einander unterscheiden. Dieses veranlasst mich sie unter einem Namen zusammenzufassen, und alle Zellen, deren Wandungen die den Gefässen eigenthümliche Sculptur besitzen, welche aber nicht zu echten, geraden Gefässen verbunden sind, *enge Gefässzellen* zu nennen. Sie sind im Querschnitt an ihrer länglich-viereckigen Form, im Längsschnitt an der Zuspitzung ihrer Enden leicht kenntlich. Beide Formen der engen Gefässzellen kommen zumal im äussern Theil der Jahresringe vor.

---

1) Sanio, Bot. Ztg. 1863, S. 404.

Die Cambiumzellen erscheinen auf Tangentialschnitten als oben und unten dachförmig zugespitzte Prismen, in der Form den Holzelementen der Figur 4 (Tafel I.) gleich. Ihre mittlere Länge ist 0,1 Mm. Aus ihnen entstehen die Zellen der Gefässe und die Ersatzfasern ohne Längenwachsthum, die Libriformfasern unter bedeutender Verlängerung, wobei sie ihre Spitzen zwischen einander schieben. Indem sie dabei in den ersten Jahresringen die 3—4 fache Länge der Cambiumzellen erreichen [1]), wird ihre Form im Querschnitt eine sehr unregelmässige. (Siehe z. B. Taf. I. Fig. 1. l., Fig. 3 l.) Daher kommt es auch, dass man auf Querschnitten zwischen einander Zelldurchschnitte jeder Grösse beobachtet, welche den in verschiedener Höhe getroffenen Libriformfasern entsprechen. Im Frühlingsholz sind sie weit und relativ dünnwandig, im äussern Theil des Jahresringes eng und relativ dickwandig.

Zu bemerken ist, dass in weiteren Einzelheiten der Holzbau jüngerer Zweige von dem der späteren Jahresringe nicht unerheblich abweicht. Diesem Umstande ist es zuzuschreiben, dass die auf dickere Stämme bezüglichen Angaben Sanio's [2]) nicht immer auf das normale Holz meines Versuchsastes Anwendung finden.

Allgemeiner Bau des Wundholzes. Bis in einer Entfernung von 2 Cm. von der Wunde war der Bau der nach der Verwundung gebildeten Holzschicht gänzlich abnormal. Der Einfluss der Operation erstreckte sich aber in geringerem Maasse noch viel weiter, da ihre letzten Spuren in einer Entfernung von 7 Cm. von der Wunde beobachtet wurden. Oberhalb dieser Grenze war der Bau des im Versuchsjahre gebildeten Holzes der normale.

Das Wundholz hatte eine Dicke von etwa einem drittel Millimeter, dessenungeachtet war sein Bau in den äussersten Schichten noch derselbe wie in der innersten. Es muss also ganz zum primären Wundholz gerechnet werden. Nur in der Herbstgrenze wurden geringe Spuren einer Veränderung wahrgenommen, welche also als secundäres Wundholz aufgefasst werden müssten, und am Schluss dieses Abschnittes besprochen werden. Ich will nicht unterlassen zu bemerken, dass eine so ansehnliche Dicke des primären Wundholzes ein seltener Fall ist; ja gewöhnlich erreicht dieses nur eine Dicke von wenigen Zellen.

---

1) Sanio, Pringsh. 1873. IX. Heft I. S. 124.

2) Sanio, Ueber die im Winter Stärke führenden Zellen des Holzkörpers 1858. S. 38.

Sehr klar tritt im Wundholze unseres Astes der Unterschied zwischen der *kurzzelligen* und der *langzelligen Zone* hervor, ja man kann in beiden noch deutlich verschiedene Unterabtheilungen wahrnehmen, welche jede in einer bestimmten Entfernung von der Wunde rings um den Zweig laufen.

Diese Unterabtheilungen bilden so zu sagen eine Stufenleiter, welche von dem normalen Holz oberhalb des Wundholzes allmählig zu dem am meisten abweichenden Holz in der unmittelbaren Nähe der Wunde führt. Am deutlichsten wird dies werden, wenn ich die Haupteigenschaften dieser Abtheilungen hier als kurzes Schema zusammenstelle. Ich fange dabei mit der obersten Zone an, weil diese sich vom normalen Holz am wenigsten unterscheidet.

A. *Langzellige Zone des Wundholzes.* Zellen von normaler Länge.

A. 1. *Obere Abtheilung* (Fig. 1 b—c 1)). Die Grundmasse des Holzes besteht aus abwechselnden tangentialen Binden von Holzfasern (l) und parenchymatischen Zellen (hp). Entfernung von der Wunde 2—7 Cm.

A. 2. *Untere Abtheilung* (Fig. 2 b—c; Fig. 3 b—c; Fig. 4). Holzfasern fehlen; die Grundmasse besteht nur aus parenchymatischen Zellen (hp + r). In den Gefässgruppen (EG) fehlen die weiten runden Gefässe. Entfernung von der Wunde 1,3—2 Cm.

B. *Kurzzellige Zone des Wundholzes.* Zellen durch Quertheilungen welche in den Cambiumzellen stattgefunden haben, abnormal kurz. Holzfasern und weite Gefässe fehlen; die Grundmasse des Holzes ist parenchymatisch (hp + r). Entfernung von der Wunde 0—1,3 Cm.

B. 1. *Obere Abtheilung* (Fig. 5). Die Cambiumzellen haben sich je nur einmal quergetheilt, und die beiden Schwesterzellen haben sich zugespitzt. Länge der Elementarorgane des Holzes also etwas grösser als die halbe normale Länge.

---

1) In den Figuren 1—3 ist a a die innere Grenze des Jahresringes 1873, c c dessen äussere Grenze, b b ist die Grenze des vor und des nach dem Ringeln des Zweiges entstandenen Holzes; a b ist also normales Holz, b c aber Wundholz.

B. 2. *Mittlere Abtheilung* (Fig. 6). Die Cambiumzellen haben sich je dreimal quergetheilt; die vier Schwesterzellen haben sich zugespitzt. Länge der Elemente des Holzes also etwas grösser als ein Viertel der normalen Zelllänge.

B. 3. *Untere Abtheilung* (Fig. 7 u. 8). Die Cambiumzellen haben sich je dreimal quergetheilt; die vier Schwesterzellen haben sich (im Tangentialschnitte betrachtet) abgerundet und sind den Zellen der Markstrahlen in der Form gleichgeworden; das Holz besteht daher aus lauter gleichförmigen isodiametrischen Zellen.

Bevor wir jede dieser Zonen einzeln einer eingehenden Betrachtung unterziehen, werfen wir zuerst einen Blick auf:

Die Trennung der Gefässgruppen von der Grundmasse des Gewebes. Dieser im normalen Holze streng durchgeführten Sonderung begegnen wir in allen Zonen des Wundholzes in gleicher Schärfe. Allerdings finden sich die parenchymatischen Holzelemente hier hauptsächlich in der Grundmasse vor, während sie dort ausschliesslich den Gefässgruppen angehören; dieses schadet aber der Schärfe der Trennung nicht. Die relative Grösse der Gefässgruppen ist aber im Wundholz eine ganz andere wie im normalen Holz, ja sie ändert sich mit abnehmender Entfernung von der Wunde fortwährend. Dies lehrt uns eine Vergleichung der Figuren 1—8; viel klarer tritt es aber in der Fig. 14 hervor, in welcher der Verlauf dieser Gefässgruppen im primären Wundholz im Tangentialschnitt übersichtlich abgebildet ist. In dieser Figur ist die Grundmasse des Gewebes weiss gelassen; die Gefässgruppen sind schattirt, oder wo sie dünn sind durch einfache Linien angegeben; b d ist die untere Grenze des Wundholzes, welches hier als kleiner Wulst am Rande des Ringschnittes hervortritt. Diese Figur ist allerdings nicht unserem Zweige vom *Caragana* entnommen, sondern einem Ast von *Castanea vesca*; dieses schadet der Betrachtung aber nicht, weil die zu besprechende Thatsache in beiden Arten sich gleich verhält.

Die obere Grenze der Fig. 14 fällt in die untere Abtheilung der langzelligen Zone, und entspricht ungefähr dem Querschnitte Fig. 2; die Gruppen von Gefässzellen haben hier eine grössere Ausdehnung als die parenchymatische Grundmasse des Wundholzes. Nach unten, d. h. also nach der Wunde zu, nehmen sie aber rasch an Grösse ab, werden dafür aber durch Verzweigung

zahlreicher, und bilden bald eine grosse Zahl dünner, durch vielfache Anastomosen verbundener Stränge. In der Nähe der Wunde ist die Zahl der Gefässzellenstränge am grössten; die Dicke jedes einzelnen Stranges am geringsten, indem sie oft nur wenige, bisweilen nur eine Zelle beträgt. Die Figur 5 und 6 mögen ungefähr der Mitte der Figur 14 entsprechen; aus den fein auslaufenden, unteren Enden sind in den Figuren 7 und 8 Theile abgebildet. (Die Gefässzellen sind in allen Figuren dunkel-contourirt; die Zellen der Grundmasse durch dünne Umrisse angegeben.) Die Thatsache, dass in der Fig. 14 die Gefässzellenstränge an mehreren Stellen die Ebene des Schnittes verlassen, erklärt sich daraus, dass sie einen auch in radialer Richtung schlängelnden Verlauf besitzen.

Ich gehe jetzt zur Besprechung der einzelnen, oben unterschiedenen Zonen über, und trenne dabei, der grösseren Übersichtlichkeit wegen in der langzelligen Zone die Behandlung der Gefässzellenstränge ganz von der Grundmasse.

Grundmasse der oberen Abtheilung des langzelligen Wundholzes. Macht man successive Querschnitte durch diese Zone, und fängt man dabei dort an, wo sie oben an das normale Holz grenzt, so ist die erste Abweichung, welche man wahrnimmt, das Auftreten einer kleinen tangentialen Binde von Holzparenchym in der sonst ausschliesslich aus Libriform bestehenden Grundmasse des Holzes. An den dünneren Zellwandungen und der länglich viereckigen (tangential breiteren) Form ihrer Zellen sind diese Binden leicht zu erkennen. Auf weiteren, der Wunde genäherten Schnitten, werden solche Binden zahlreicher, und dazu allmählig länger und breiter. Bald besteht die gefässfreie Grundmasse des Holzes aus abwechselnden, etwa gleichbreiten Binden von Libriform und Holzparenchym. In dieser Höhe stellt Fig. 1 den Bau des Wundholzes dar. In ihr ist die Grenze des vor und des nach Anfang des Versuchs gebildeten Holzes wie in sämmtlichen Figuren durch bb angegeben; aa ist der Anfang, cc die äussere Grenze des Jahresringes; die übrigen Buchstaben bezeichnen die Art der betreffenden Elementarorgane nach der von Sanio eingeführten Bezeichnungsweise. Noch weiter nach unten nehmen die Libriformbinden in jeder Richtung ab; die parenchymatischen Binden aber zu, bis endlich die letzte Spur des Libriform verschwindet; hier wird somit die Grenze der unteren Abtheilung des langzelligen Wundholzes erreicht.

Die parenchymatische und die aus Holzfasern bestehende Binden erscheinen auf Querschnitten meist scharf gegen einander abgegrenzt. Auf Tangentialschnitten beobachtet man aber sämmtliche Uebergangsformen zwischen den Ersatzfasern und den Libriformfasern. Einige dieser Zwischengebilde habe ich in den Figuren 9—12 im Umriss dargestellt. Die ersten sind einfache Ersatzfasern, welche auch noch die gleiche Tüpfelung, wie die normalen Ersatzfasern besitzen, an denen aber eine oder beide Spitzen ein geringeres oder stärkeres Längenwachsthum zeigen, wodurch sie sich zwischen die benachbarten Zellen hineinschieben (Fig. 9). Oft ist dabei die ganze Zelle allmählig verjüngt (Fig. 11), oft auch ist der zugespitzte Theil scharf vom unveränderten getrennt (Fig. 10) und scheint also nur die Spitze Eigenschaft der Libriformfaser angenommen zu haben. Die Zellen der Figur 12 sind schon wirkliche Holzfasern, deren Länge aber erst 0,2 Mm. beträgt, statt 0,4 Mm. wie im normalen Holz. Die Abbildung und Beschreibung weiterer Zwischenformen glaube ich füglich unterlassen zu können. Auch im normalen Holz fand ich, wenn auch selten, solche Zwischenformen auf, und zwar auf den Grenzen zwischen den Gefässgruppen und dem Libriform.

Grundmasse der unteren Abtheilung des langzelligen Wundholzes. Das Libriform fehlt; sämmtliche Elementarorgane gehören dem parenchymatischen System an und haben die Länge normaler Cambiumzellen, was diesem Gewebe sowohl im Querschnitt als im Tangentialschnitt ein sehr eigenthümliches Aussehen verleiht (Fig. 3 b—c, Fig. 4). Die Zellen entstehen aus den Cambiumzellen ohne weitere Formänderung als durch das Wachsthum in radialer Richtung bedingt ist. Entweder bleiben sie ungetheilt, und stellen dann Ersatzfasern dar, oder sie theilen sich einmal durch eine Querwand, und können dann nach der Sanio'schen Definition als Holzparenchymfasern aufgefasst werden. Diese beiden Arten von Elementarorganen sind ohne Regel mit einander gemischt (Fig. 4 hp und r). Beide bleiben dünnwandig, und zeigen die Tüpfelung der Ersatzfasern des normalen Holzes.

Das Vorkommen von reichlichem Holzparenchym im Wundholze ist an und für sich wichtig genug, um einen Augenblick dabei zu verweilen. Es fehlt wie erwähnt wurde, nach den äusserst sorgfältigen Untersuchungen Sanio's dem normalen Holz durchaus, und wir finden hier also die merkwürdige Thatsache, dass ein Elementarorgan, welches einer Holzart unter normalen Umstän-

den fehlt, von ihr unter künstlich abgeänderten Bedingungen gebildet werden kann. Dass die abgebildeten Elemente aber wirkliches Holzparenchym darstellen, und nicht etwa entstanden sind durch Quertheilungen, welche schon in den Cambiumzellen selbst stattgefunden hatten, folgt einerseits aus der direkten Beobachtung des Cambiums, dem die Theilungen in dieser Höhe fehlen, dann aber aus der Wahrnehmung, dass auf genau radialen Schnitten auf der Aussenseite einer solchen Holzparenchymfaser nicht selten eine ungetheilte Ersatzfaser liegt.

Gefässgruppen des langzelligen Wundholzes. Wir verfolgen diese wieder auf successiven Querschnitten, welche vom normalen Holz des Jahresringes 1873 aus, sich allmählig der Wunde nähern. Schon bei geringer Vergrösserung zeigt sich dabei, dass die Gefässgruppen fortwährend breiter werden, und endlich weitaus den grössten Theil der gesammten Holzmasse ausmachen. In der unteren Abtheilung unserer Zone fehlt das Holzparenchym auf grossen Strecken des Wundholzringes fast ganz; an anderen Stellen bildet es nur kleine Felder zwischen den zusammengeflossenen Gefässgruppen. Letzteren Fall zeigt die Uebersichtsfigur 2, welche zugleich die Ausdehnung der Gefässgruppen im normalen Holz in den älteren Jahresringen beurtheilen lässt. Wie schon oben bemerkt wurde, correspondirt hiermit die obere Grenze der Fig. 14.

Im Innern der Gefässgruppen selbst nehmen die weiten, runden Gefässe, die eigentlichen Holzröhren, nach unten rasch an Weite ab, und zwar schon in der obersten Abtheilung des Wundholzes; dadurch fehlen die weiten runden Gefässe der unteren Abtheilung unsererZone vollständig (Fig. 3. b—c). Aber auch das Verhältniss zwischen der Zahl der engeren runden Gefässe und derjenigen der im Querschnitt tangential breiteren engen Gefässzellen, hat sich bedeutend geändert, und zwar zu Gunsten der letzteren. Während diese im normalen Holze den runden Gefässen untergeordnet sind, treten sie hier schon stellenweise als selbstständige Gruppen, und oft mit Ausschluss jener auf. So z. B. in der Fig. 1 bei EG'. In der unteren Abtheilung unserer Zone bilden sie die Grundmasse der Gefässgruppen, und nur zerstreut finden sich zwischen ihnen kleine runde Gefässe vor. Der Tangentialschnitt trifft die letzteren oft gar nicht; die engen Gefässzellen immer (Fig. 4. EG). Beide Formen gehen zumal in dieser Zone durch Zwischenformen ganz allmählig in einander über, was sowohl im Querschnitt, als

auch auf Tangentialschnitten beobachtet wurde. Bau und Tüpfelung der Elemente der Gefässgruppen dieser Zonen stimmt genau mit denen des normalen Holzes überein; auch fehlen die Ersatzfasern unter ihnen nicht.

Kurzzellige Zone des Wundholzes. Zwischen der langzelligen Zone und dem Rande der Wunde liegt, wie schon mitgetheilt wurde, ein kurzzelliges Holzgewebe. Das Cambium aus dem dieses sich entwickelt hat, hat sich gleich nach dem Anfange des Versuches quergetheilt. In dem der Wunde näheren Theil war diese Theilung für jede Cambiumzelle eine dreimalige; in dem entfernteren Theil nur eine einmalige. Die so entstandenen kurzen Cambiumzellen spitzen sich allmählig zu, mit Ausnahme der in der unmittelbaren Nähe der Wunde befindlichen, — welche sich zu isodiametrischen Zellen umbildeten. Nach diesen beiden Merkmalen haben wir oben in dieser Zone drei Abtheilungen unterschieden.

In der oberen haben sich die Cambiumzellen je nur einmal, und zwar in ihrer Mitte getheilt. Die Theilungswand stand senkrecht auf der Achse der Zelle, bald aber spitzten sich die so gebildeten, kurzen Cambiumzellen zu. Dem entsprechend beobachtet man in den inneren, zuerst gebildeten Holzschichten dieser Region ausgewachsene Elementarorgane, welche einerseits spitz, andererseits quer abgestutzt sind, in der äusseren Region sind sie aber fast sämmtlich beiderseits zugespitzt (Fig. 5). Zwar fehlen querabgestutzte Zellen auch hier nicht, dieses hat aber nichts auffallendes, da es auch in dem aus normalem Cambium entstandenen langzelligen Wundholz vorkommt. Ein etwas schiefer Tangentialschnitt zeigt von innen nach aussen alle Uebergänge von den abgestutzten zu den zugespitzten Zellen, sowohl bei den Ersatzfasern als unter den Gefässzellen.

In der mittleren Abtheilung des kurzzelligen Holzes haben sich die Cambiumzellen durch drei quere Wände in je vier kurze Cambiumzellen getheilt, welche aber auch, wenigstens zum grossen Theil, durch Spitzenwachsthum spindelförmig geworden sind. (Fig. 6.)

In der unteren Region war die Theilung der Cambiumzellen ebenfalls gewöhnlich eine dreifache; selten eine mehrfache (Fig. 7). Demzufolge ist die Höhe der einzelnen Cambiumzellen ihrer Breite gleich geworden, und haben sie in der zuerst gebildeten innersten Schicht eine quadratische oder dreieckige Form, wobei man meist noch leicht die durch die Theilung derselben ursprüng-

lichen Cambiumzellen entstandenen Schwesterzellen als zusammengehörig erkennen kann (Fig. 7). In den nach aussen folgenden Schichten spitzen sie sich aber nicht zu, sondern runden sich, im Tangentialschnitt betrachtet ab oder werden polyedrisch, wodurch sie den Zellen der Markstrahlen so ähnlich werden (Fig. 8.), dass diese vom Holzgewebe weder im Querschnitt noch auf Längsschnitten unterschieden werden können. Schon in der mittleren Abtheilung der kurzzelligen Zone beobachtet man eine allmählige Vergrösserung und Verbreitung der Markstrahlen, wodurch also das Uebertreten der Markstrahlen ihrerseits in das isodiametrische Holzgewebe vorbereitet wird. Im Querschnitt zeigt sich dieser Uebergang dadurch, dass die tangentialen Theilungen in den Markstrahlenzellen häufiger werden, wodurch bald ihr radialer Durchmesser dem der übrigen Zellen desselben Querschnittes gleich wird.

Dem kurzzelligen Holze fehlt, wie erwähnt, das Libriform. Seine Elemente besitzen sämmtlich die Länge der Cambiumzellen, aus denen sie entstanden sind. Es besteht, wie die angrenzende untere Abtheilung des langzelligen Wundholzes, aus einer parenchymatischen Grundmasse, welche von strangförmigen Gefässgruppen durchsetzt wird (Fig. 14). Die Grundmasse besteht aus kurzen Ersatzfasern; ob zwischen diesen auch quergetheilte Elemente, d. h. Holzparenchymfasern vorkommen, gelang mir nicht festzustellen. Aus queren Wänden im Tangentialschnitt darf man hierauf selbstverständlich nicht schliessen, weil diese ja schon in den Cambiumzellen selbst dagewesen sein können. Nur die Beobachtung genau radialer Schnitte könnte den Beweis liefern, was aber bis jetzt nicht der Fall war.

Die Gefässgruppen nehmen sowohl auf successiven Querschnitten als auf Tangentialschnitten untersucht, von oben nach unten an Ausdehnung rasch ab, und spalten sich dabei derart, dass in die mittlere Abtheilung unserer Zone nur noch dünne Gefässzellenstränge hinabgehen, welche im Querschnitt oft nur aus wenigen Zellen bestehen. Diese Stränge laufen im Allgemeinen der Zweigachse parallel, senden aber nicht selten schiefe (sowohl radial- als tangential-schiefe) Aeste ab, und anastomosiren mittelst dieser (Fig. 6; vergl. auch Fig. 14). Oft beobachtet man 2—3 solcher Stränge auf dem nämlichen Radius eines Querschnittes. Die Gefässzellenstränge dringen meist bis in das isodiametrische Gewebe in der Nähe der Wunde hinab. Ihre Zellen scheinen hier mehr zugespitzt zu sein als die des umgebenden Gewebes; ganz unten nehmen sie aber auch die polyedrische Form an (Fig. 8). Immer

bleibt ihre Tüpfelung genau die der Gefässzellen des normalen Holzes. Auch kommen bei den zugespitzten Gefässzellen des kurzzelligen Holzes bisweilen runde Perforationen vor.

Was die relative Zahl der einzelnen Elementarorgane innerhalb der Gefässgruppen des kurzzelligen Holzes anbelangt, so nehmen die kleinen runden Gefässe von oben nach unten rasch ab, fehlen aber auch in der unmittelbaren Nähe der Wunde nicht vollständig. Auch Ersatzfasern kommen, wenn auch selten, innerhalb der Gefässzellenstränge bis in das isodiametrische Holzgewebe vor. Die schon mehrfach beschriebenen engen Gefässzellen kommen hier aber fast zur ausschliesslichen Herrschaft.

Rückblick. Am Schlusse dieser ausführlichen Besprechung hebe ich die Hauptpunkte, in denen das Wundholz unseres Zweiges vom normalen Holzbau abweicht, kurz hervor:

1) Das Wundholz ist kein in jeder Höhe gleichmässig ausgebildetes Gewebe, sondern ändert seinen Bau, vom oben angrenzenden normalen Holz ausgehend, nach der Wunde zu, stetig ab.

2) Diese Abänderungen betreffen:
   1⁰ die Länge der einzelnen Elemente, resp. der Cambiumzellen.
   2⁰ die relative Häufigkeit der verschiedenen Elementarorgane.

3) die Länge der Cambiumzellen bleibt in der oberen (langzelligen) Zone die normale, nimmt aber in der unteren Zone gegen die Wunde hin allmählig bis zur isodiametrischen Form ab.

4) Die Differenzirung des Wundholzes nimmt gegen die Wunde hin allmählig ab. Die beiden am höchsten differenzirten Zellformen, die Libriformfasern und die Gliederzellen der weiten runden Gefässe, werden immer seltner und verschwinden schon in der Höhe der Mitte der langzelligen Zone. In gleichem Maasse nehmen die parenchymatischen Zellen und die engen Gefässzellen an Häufigkeit zu. Nahe an der Wunde verbreitern sich die Markstrahlen auf Kosten des parenchymatischen Holzes, und in der unmittelbaren Nähe der Wunde ist endlich auch der Unterschied zwischen diesen beiden Zellenarten verschwunden. Dadurch fehlt hier, abgesehen von einzelnen dünnen Gefässzellensträngen,

jede Spur von Differenzirung, und ist dieses Wundholz dem Callusgewebe zum Verwechseln ähnlich, und nur noch durch die Art seiner Entstehung zu unterscheiden.

5) Die sämmtlichen gefässartigen getüpfelten Zellen stehen im Wundholz, ebenso wie im normalen Holz [1]), in von der Grundmasse scharf getrennten strangförmigen Gruppen. Diese Stränge nehmen, sich vielfach verzweigend, nach der Wunde hin an Dicke ab, dagegen an Zahl bedeutend zu.

Anhang. Secundäres Wundholz. In der Herbstholzgrenze des Versuchszweiges beobachtete ich bei genauem Durchsuchen vereinzelt die ersten geringen Spuren secundären Wundholzes. Es war im obersten Theil der kurzzelligen Zone; wo also die Zellenlänge die Hälfte der normalen war. Hier waren einzelne Ersatzfasern dadurch von den übrigen unterschieden, dass ihre Spitzen sich durch ein beträchtliches Längenwachsthum zwischen die angrenzenden Zellen hineingeschoben hatten (Fig. 13 r. 1). Sie bilden also Uebergänge zu den Libriformfasern, zeigen aber ihre Natur als Ersatzfasern noch durch die scharfe Trennung der unverändert gebliebenen Theile der schiefen Wände von dem libriformähnlich verjüngten Theil. Auch sind sie in gleicher Weise getüpfelt, wie die normalen Ersatzfasern.

Es ist nicht unwichtig, auf die grosse Aehnlichkeit aufmerksam zu machen, welche diese Gebilde mit den (doppelt so grossen) Zwischenformen zwischen Libriformfasern und Ersatzfasern haben, welche in der Fig. 10 abgebildet sind. Letztere sind Uebergangsformen vom Libriform zu den Ersatzfasern, auf der Grenze von primärem Wundholz und normalem Holz; erstere Uebergangsformen von Ersatzfasern zu Libriform beim Anfang der secundären Wundholzbildung. Denn, wie wir später sehen werden, im Anfang der secundären Holzbildung stellen sich die Libriformfasern bald wieder ein.

§ 2. *Wundholz an den Rändern ringförmiger Entrindungen.*

Vernarbung der Wunde. Die Vernarbung von Ringwunden kann bekanntlich je nach Umständen sehr verschieden sein, indem mehr

1) Ich bemerke hier dass, obgleich im normalen Holz der meisten Bäume die Gefässe nicht gruppenartig beisammen stehen, wie bei den *Papilionaceen*, dennoch in ihrem primären Wundholz die Gefässgruppen ebenso gebaut sind wie in dem obigen Falle bei *Caragana*. Hierauf beruht die obige Benutzung der Fig. 14 *(Castanea)*; komme ich später darauf zurück.

oder weniger Callus aus der Wundfläche hervorwächst. Unter den zahlreichen verschiedenen Möglichkeiten, will ich drei Fälle als die einfachsten hervorheben, welche sich für das Studium des Wundholzes also am meisten empfehlen. Die übrigen complicirteren Fälle werden sich dann wohl auf jene drei zurückführen lassen. Die erste Möglichkeit ist die, dass gar kein Callus entsteht; dieser Fall pflegt beim vollständigen Austrocknen der Wundfläche einzutreten. Umgekehrt pflegt bei feuchter Luft, und vorausgesetzt, dass der Rindenring sehr vorsichtig vom jungen Holz abgehoben wurde, der Callus überall hervorzuwachsen und so bald die ganze Wunde zu vernarben. Hat man aber die jüngste Holzschicht abgekratzt, so beschränkt sich die Callusbildung auf die beiden Ränder der Ringwunde, oder oft auch nur auf den oberen Rand.

Dem zweiten der drei genannten Fälle habe ich leider nur geringe Aufmerksamkeit gewidmet, so dass ich ihn nicht weiter besprechen werde.

Vergleicht man das am oberen Rande der Wunde entstandene Wundholz in dem ersten und dem letzten dieser drei Fälle, so zeigt sich, dass das primäre Wundholz beim erstgenannten Versuch gewöhnlich eine viel beträchtlichere Dicke hat als im lezteren, oder was dasselbe ist, dass die secundäre Wundholzbildung im ersteren viel später anfängt als im letzteren. Die Versuche, in dem der erste Fall eingetreten war, eignen sich also vorzüglich zum Studium des primären Wundholzes, ja oft entsteht bei ihnen im Lauf desselben Jahres, in welchem die Wunde gemacht wurde, gar kein secundäres Wundholz. Deshalb habe ich im vorigen Paragraphe einen solchen Fall ausgewählt.

Die Wundholzbildungen am unteren Rande der Ringwunden unterscheiden sich immer dadurch, dass sie auffallend dünn sind, oft nur aus wenigen Zellenschichten bestehen; nicht selten fehlen sie sogar ganz. Auf ihre Entwickelung liess die etwaige Entstehung eines Calluswulstes keinen Einfluss erkennen.

Es ist sehr schwierig bei an den Bäumen im Freien anzustellenden Versuchen, wenn diese sehr zahlreich sein sollen, willkürlich den einen oder den anderen Fall der Vernarbung rein hervorzurufen. Gewöhnlich tödtete ich einfach die junge Holzschicht und suchte dann nach Ablauf des Sommers die Zweige nach der Art der Vernarbung der Wunden für die Untersuchung aus. Um alle Callusbildung auszuschliessen habe ich verschiedene Mittel angewandt; die besten Resultate aber gewöhnlich dann bekommen als ich die Ringelungen im Monat August machte. Die Aussicht zur Callus-

bildung ist im Freien in dieser Jahreszeit gering; dazu kommt der die Untersuchung des primären Wundholzes erleichternde Umstand, dass die beschränkte Dauer der Vegetationszeit nach Anfang des Versuches gewöhnlich die Entstehung des secundären Wundholzes ausschliesst.

Ich behandle jetzt die beiden oben unterschiedenen Fälle, sowie das Wundholz am unteren Rande der Ringwunde getrennt.

Wundholz an Ringwunden ohne Callusbildung. An solchen im August geringelten Zweigen findet man im Allgemeinen das Wundholz in derselben Weise gebaut wie ich es oben für *Caragana* beschrieben habe. Die dort unterschiedenen Zonen und Abtheilungen lassen sich in den meisten Fällen zurückfinden; nur ist es selten, dass sie so schön ausgebildet und scharf gesondert auftreten, als dort. Oft sind die Uebergangszonen zwischen ihnen mächtiger als sie selbst, wodurch die genaue Unterscheidung schon bedeutend erschwert wird. Nicht selten nimmt die mittlere Zellenlänge von der Wunde aus ganz allmählig zu, und verwischen sich die Grenzen der einzelnen Abtheilungen der unteren Zone also vollständig. Immer aber liegt zunächst der Wunde isodiametrisches, Callus-ähnliches Gewebe, und von da aus nimmt die Abtrennung der Markstrahlen sowie die Zuspitzung der Elemente des Holzes und deren Länge immer zu. 1)

Den unteren Theil des primären Wundholzes fand ich frei von Holzfasern; dieser Mangel erstreckt sich über das ganze kurzzellige Holzgewebe und den benachbarten Theil des langzelligen Wundholzes. Die Gefässzellen des faserlosen Holzes sind oben mit dem Holzparenchym in überwiegender oder zurücktretender Zahl gemischt, nach unten gruppiren sie sich aber zu Strängen 2), welche sich desto dünner und zahlreicher zeigen, je näher der Wunde man sie untersucht. Sie dringen oft bis ganz nahe an die Wunde hinab.

Die Gefässzellen des kurzzelligen Holzes erscheinen im Querschnitt meist viereckig und abgeplattet, und im Tangentialschnitt an beiden Enden zugespitzt, und nicht zu einzelnen Holzröhren,

---

1) Kurzzelliges Wundholz oberhalb einer Ringelung beobachtete Trécul bei *Gleditschia* (Ann. sc. nat. 3e Sèrie I. XXI. 1853 p. 205.)

2) Auch solche Stränge haben bereits Trécul (z. B. Ann. d. Sc. nat. 4e Série. I. 1854 p. 43) Hartig (Bot. Ztg. 1854. p. 1.) und Andere gesehen und abgebildet; es sind ja die bekannten „Knospenwurzeln" von Du-Petit-Thouars und Gaudichaud, e. s.

sondern zu einem prosenchymatischen Gewebe verbunden. Ihren schiefen Enden fehlen aber die Perforationen nicht; doch bei Arten, wo solche im normalen Holz langgestreckt und leiterförmig sind, findet man sie hier kurz und mit nur wenigen Leitersprossen, ja im fast isodiametrischen Wundholze nicht selten als einfache runde Löcher (z. B. *Corylus Avellana*), oder in allen Uebergängen zu den behoften Tüpfeln der Gefässe (z. B. *Ribes nigrum.*)

Nach oben geht das faserfreie Holz in einer breiten Zone allmählig in das normale Holz über.

Das Material zu den besprochenen Versuchen lieferten mir hauptsächlich *Castanea vesca*, *Evonymus europaeus* und *Syringa vulgaris*.

Verholzung. Bekanntlich verholzen beim normalen Holzwachsthum die Gefässe zuerst, und erst nach ihnen das übrige sie umgebende junge Gewebe. Diese Regel gilt auch im Wundholz. Sie lässt sich zur Darstellung von Uebersichtspräparaten über den Verlauf der Gefässzellenstränge benutzen. Die Beobachtung lehrt nämlich, dass in den Wundholzschichten, welche sich oberhalb der im Monat August gemachten Ringelungen entwickeln, vor dem Winter nur die Gefässzellenstränge verholzen, während die ganze parenchymatische Grundmase des Wundholzes dünnwandig bleibt. Um nun ein solches Präparat zu erlangen, macht man mit dem Rasirmesser einen tangentialen Längsschnitt durch das Wundholz, und lässt die Schnittfläche während mehrerer Wochen austrocknen. Die Grundmasse schrumpft zusammen, die verholzten Stränge behalten ihre Gestalt und sind später als erhabene Linien mit der Loupe oder unter dem Mikroskop bei schwacher Vergrösserung und mit auffallendem Licht sichtbar. Wo sich Holzfasern in der Grundmasse reichlich finden (in der oberen Zone) wird dieses selbstverständlich nicht stattfinden, denn diese sind vor dem Eintreten des Winters schon verholzt.

Nach einem solchen Präparate von *Castanea vesca* ist die Fig. 14 gemacht; sie zeigt an ihrer oberen Grenze die ansehnliche Ausdehnung der Gefässgruppen in der langzelligen faserfreien Zone des Wundholzes, und lehrt uns, wie die Stränge sich nach der Wunde zu allmählig verzweigen, und dabei dünner werden, wie ich dies oben bereits ausführlicher erörtert habe.

Secundäres Wundholz. Wenn in Ringelungen, welche im Frühjahr gemacht sind und deren Wundrand sich ohne Callusbildung vernarbt hat, secundäres Wundholz auftritt, so ist dieses gewöhnlich

nur in wenig ausgeprägter Weise der Fall. Man trifft dann eine dünne Schicht von Holzfasern in dem äussersten Theil des Wundholzes an, welche entweder continuirlich ist, oder dem Verlauf der Gefässzellenstränge entsprechend, im Tangentialschnitt sich strangartig zeigt. Die Länge ihrer Elemente entspricht überall der Länge der in gleicher Höhe befindlichen Elementarorgane des primären Wundholzes, übertrifft diese aber immer ein wenig, was durch das Spitzenwachsthum der Holzfasern verursacht wird. An solchen Versuchszweigen fand ich die isodiametrischen Zellen am Wundrande und das Holzparenchym des primären Wundholzes mit Stärke gefüllt. (z. B. *Viburnum Opulus.*)

Wundholz an Ringwunden mit Callusbildung am oberen Rande. Der Calluswulst wächst sehr rasch aus dem durchschnittenen Rindengewebe hervor, seine dem Holzkörper benachbarten Zellenreihen wachsen in unmittelbarer Nähe an diesem entlang; die getödtete Oberfläche des Holzes verhindert ein Anwachsen aber vollständig. Ich habe solche Wülste untersucht, welche wenigstens stellenweise sich bis in einer Entfernung von 1 Cm. und mehr von der ursprünglichen Schnittfläche aus über das entblösste Holz ausdehnten. Die Fig. 15 stellt einen Radialschnitt durch einer solchen Wulst an einem Zweige von *Fraxinus excelsior* vor, β gibt die Lage des oberen Schnittrandes an, von hier bis weit unterhalb γ war die Rinde abgelöst und die Oberfläche des Holzes getödtet. Alles unterhalb β neugebildete Gewebe ($\beta\delta\varepsilon$) gehört also zum Calluswulst, dessen Rindenschicht aber nicht in die Zeichnung aufgenommen ist (c = Cambium). Oberhalb β ist auf der Innenseite primäres, nach aussen secundäres, überall aber kurzzelliges Wundholz abgebildet, — die langzellige Zone fängt erst oberhalb der oberen Grenze der Figur an.

Nach kürzerer oder längerer Zeit bildet sich im noch homogenen Gewebe des Callus, in geringer Entfernung von seiner Oberfläche eine Korkschicht, welche die innere Partie nach aussen schützt. In etwas grösserer Entfernung von der Oberfläche befindet sich die meristematische Schicht des Callus, welche sich nach oben an das Cambium des Wundholzes anschliesst, und selbst zum Cambium der Holzneubildungen im Callus wird. Die Entstehung jener meristematischen Schicht, und die Art und Weise wie sie sich nach oben an das Cambium anschliesst, sind noch offene Fragen, deren Beantwortung meinem Zwecke fern lag.

Das primäre Wundholz weist den nämlichen Bau auf, wie bei

den ohne Callus vernarbten Ringwunden, erreicht aber nur eine viel geringere Dicke. Sein unterer aus gleichförmigen isodiametrischen Zellen gebildeter Theil ist vom angrenzenden Callusgewebe fast nicht zu unterscheiden; das primäre Wundholz geht also ohne scharfe Grenze in das Callusgewebe über. In unserer Fig. 15, wo nur ein Theil des kurzzelligen Holzes aufgenommen werden konnte, sieht man deutlich wie in der innersten Schicht die Zellenlänge mit der Entfernung von der Wunde *(β)* nach oben zunimmt. In den meisten Fällen lassen sich das kurzzellige und das langzellige faserfreie Holz sowie deren Uebergänge in einander und nach oben in das normale Holz, sowohl auf Querschnitten als auf Längsschnitten deutlich erkennen, und zeigen dann die früher beschriebenen Eigenschaften.

Das secundäre Wundholz entsteht zunächst aus einer Cambiumschicht, welche an der oberen Grenze des Wundholzes aus Cambiumzellen von normaler Länge besteht; in der unteren Zone ist das Cambium durch Quertheilung kurzzellig geworden, aber ihre einzelnen Zellen haben sich zugespitzt und sind spindelförmig geworden. In der Nähe des Callus, so wie in diesem selbst sind die Cambiumzellen isodiametrisch. Auf diese Formenreihe der Cambiumzellen kann man mit Sicherheit schliessen aus den Formen der innersten Zellen des secundären Wundholzes, welche ohne erhebliche Formänderung aus dem Cambium hervorzutreten pflegen. Auf die Reihenfolge der Erscheinungen im Wundholzcambium schliesse ich selbstverständlich aus der Anordnung seiner Produkte in radialer Richtung.

Das Auftreten von Gefässzellensträngen im Callus. Die erste, auffallende Erscheinung bei der Bildung des Callusholzes bieten die Stränge von Gefässzellen. Diese endigen nicht mehr, wie im primären Wundholz am oberen Rande der ursprünglichen Ringwunde, sondern setzen sich über diesen bis weit in das Callusgewebe hinunter fort. (Fig. 15. Radialschnitt durch einen Calluswulst von *Fraxinus excelsior*; EG Gefässzellenstränge, welche wegen ihres gebogenen Verlaufs nur stellenweise in der Ebene der Zeichnung sichtbar sind.) Hier besitzen ihre gefässähnlich getüpfelten Zellen zunächst noch die polyedrische Form der Calluszellen, bald aber spitzen sich die neu entstehenden an ihrem oberen und ihrem unteren Ende zu und erscheinen daher im Tangentialschnitt kurzspindelförmig, im Radialschnitt aber gewöhnlich länglich viereckig.

Dann fangen auch die parenchymatischen Zellen an sich zuzuspitzen, schieben ihre Enden nebeneinander vorbei, und verengern sich dementsprechend, im Tangentialschnitt betrachtet, ein wenig. Jedoch haben nicht alle in dieser Zeit aus dem Calluscambium hervortretenden, einfach getüpfelten Zellen diese Umwandlung erlitten; viele behielten die polyedrische oder rundliche Form. Diese stehen in kleinen Gruppen zusammen, und stellen die Anfänge der Markstrahlen dar (Fig. 15 *M*), während die Zuspitzung der übrigen als eine Differenzirung zu Holzparenchymzellen betrachtet werden kann. Der Unterschied zwischen den Markstrahlenzellen und diesen spindelförmigen Holzparenchymzellen tritt nun immer deutlicher hervor, während auch die Gefässzellen sich immer schärfer zuspitzen.

Vergleichen wir die so im Callus ausgebildete Gewebeschicht mit dem primären Wundholz, so leuchtet ein, dass sie genau den Bau desjenigen kurzzelligen faserfreien Holzes besitzt, dessen Cambiumzellen durch mehrfache Theilung verkürzt sind. (Vergl. z. B. *Caragana arborescens* Taf. II. fig. 6.) Eine weitere Bestätigung dieser Uebereinstimmung liefert der Querschnitt, indem auch hier die Gefässstränge oft allseitig von Parenchym umgeben und ähnlich zerstreut sind wie dort. Die innersten Schichten, deren Zellen noch keine Zuspitzung besitzen, stimmen ebenso mit dem isodiametrischen Gewebe des primären Wundholzes überein (Vergl. Taf. II. fig. 8). Ich habe schon erwähnt, dass diese allmählig vor sich gehende Veränderung in gleicher Weise in der Höhe des isodiametrischen primären Wundholzes stattfindet; hieraus folgt, dass das dortige secundäre kurzzellige Wundholz nach unten in das ebenso gebaute Callusholz übergeht.

Das Auftreten von Holzfasern. Dieser faserfreien Periode folgt nun in der ganzen Ausdehnung des Wundholzes, mit alleiniger Ausnahme der untersten Theile des Calluswulstes, eine neue durch das Auftreten von Holzfasern charakterisirte Periode. Der Uebergang zwischen beiden Perioden scheint je nach Umständen verschieden zu sein; oft schliessen sich die Gefässzellenstränge dicht aneinander an, oft treten die ersten Holzfasern zerstreut auf der Aussenseite einzelner solcher Stränge auf. In allen bis jetzt beobachteten Fällen aber schliessen die Holzfasern sehr bald zu einer continuirlichen Schicht zusammen. In dieser sind im Anfang die Gefässzellen und Holzparenchymzellen noch sehr häufig, und die Markstrahlen noch zahlreich und breit; bald aber nehmen die Holzfasern sehr an Zahl

zu, und drängen dadurch die übrigen Bestandtheile des Holzes annähernd auf das im normalen Holz der betreffenden Species herrschende Verhältniss zurück. Von da an besitzt das neugebildete Holz wenigstens im Querschnitt schon anscheinend nahezu normalen Bau; auf Längsschnitten sieht man aber, dass es noch aus sehr kurzen Elementarorganen besteht.

Die Längezunahme der Cambiumzellen. Während obige Veränderungen in den Zahlenverhältnissen der einzelnen Elementarorgane vor sich gehen, erleidet auch die Länge der Cambiumfasern und ihrer Abkömmlinge in dem kurzzelligen Wundholze eine sehr wesentliche Veränderung. Um diese gehörig zu würdigen, wollen wir zunächst das kurzzellige Cambium mit dem normalen vergleichen, und denken uns dabei beide stets auf Tangentialschnitten betrachtet. Das kurzzellige Cambium ist durch ein- drei- oder mehrmalige Quertheilung aus dem normalen Cambium entstanden, es enthält also auf derselben Fläche zwei, vier und mehr Male so viel Zellen als das normale. Das Calluscambium entspricht dem durch mehrfache Quertheilung entstandene Wundcambium der untersten Abtheilung der unteren primären Zone; für ihn gilt also das letztere gleichfalls. Soll nun aus solchem kurzzelligen Wundcambium normales Cambium regenerirt werden, so muss also: 1) die Länge der einzelnen Cambialfasern um das zwei- vier- resp. mehrfache zunehmen, und 2) die Zahl der Cambialfasern auf einer gegebenen Fläche entsprechend abnehmen. Jede tangentiale Holzschicht des Wundholzes kann nun abgesehen von der Diferenzirung ihrer Elementarorgane, gewissermassen als ein Bild der Cambiumschicht betrachtet werden, aus der sie entstanden ist; und wenn auch dieses Bild durch das Spitzenwachsthum der Holzfasern und das Dickenwachsthum der Gefässzellen seine Genauigkeit zum Theil eingebüsst hat, so ist diese Veränderung im Wundholz doch gegenüber den oben erwähnten Veränderungen im Cambium selbst so gering, dass man aus successiven Tangentialschnitten des Wundholzes auf die fraglichen Veränderungen im Cambium ohne weiteres schliessen darf [1]). Eine solche Untersuchung zeigt nun, dass in den oberen Regionen des kurzzelligen Wundholzes im Laufe eines Sommers allmählig nahezu die normale Länge und Zahl der Cambiumfasern wieder hergestellt

1) Man wird hierzu vorzugsweise solche Arten wählen, deren Holzfasern kein merkliches Längenwachsthum zeigen, wie z. B. *Corylus*. Das Dickenwachsthum der Gefässe ist im Wundholz, zumal anfangs, noch äusserst unbeträchtlich.

wird. In den untersten Theilen, sowie im Calluscambium, geht zwar die allererste Zuspitzung und Verlängerung rasch vor sich, dann aber nimmt die Länge nur sehr langsam noch um ein Geringes zu, ohne im Lauf des Sommers auch nur annähernd die normale Länge zu erreichen. Die Zahl der Cambiumfasern ändert sich dabei ganz ihrer Länge entsprechend.

Die Zahl der Cambialfasern kann selbstverständlich nur dadurch vermindert werden, dass eine gewisse Anzahl durch das ausgiebige Längenwachsthum der übrigen verdrängt wird. Dementsprechend zeigt der Tangentialschnitt des kurzzelligen Fasergewebes Holzfasern der verschiedensten Längen zwischen einander; von den kürzeren darf man annehmen, dass ihre Cambialfasern bald von den umliegenden verdrängt werden würden.

Querwände in den Holzparenchymzellen, und reihenförmige Anordung der Gefässzellen mit Durchbohrung der Querwände pflegen in irgend erheblicher Menge erst zu Anfang der Periode der Holzfaserbildung aufzutreten.

Zusammenfassung. Vergegenwärtigen wir uns in Kürze die jetzt beschriebenen Vorgänge während der Wundholzbildung innerhalb und oberhalb der Calluswülste am oberen Rande von Ringwunden. Das primäre Wundholz besitzt nur geringe Entwickelung, sein anatomischer Bau ist aber derselbe wie bei anderen Ringwunden. Das secundäre Wundholz stimmt in der ersten innersten Schicht nahezu mit dem primären überein, die folgenden Schichten nähern sich aber immer mehr dem normalen Holzbau. Diese Annäherung geht in Bezug auf das Zahlenverhältniss der Elementarorgane und auf deren Form rasch vor sich, indem schon nach Ablagerung einer ziemlich dünnen Schicht annähernd die normalen Verhältnisse erreicht werden. Dabei zeigen die auf einander folgenden Schichten die nämliche Reihenfolge der Erscheinungen, wie die übereinanderliegenden Zonen des primären Wundholzes von der Wunde nach oben durchmustert. In Bezug auf die Länge der Zellen geht die Annäherung an den normalen Holzbau viel langsamer vor sich und ist beim Auftreten der Holzfasern noch lange nicht beendet, wodurch hier kurzzelliges Holzfasergewebe entsteht, was im primären Wundholz nicht vorkommt.

Zu der obigen Beschreibung dienten hauptsächlich Versuche mit *Fraxinus excelsior* (Fig. 15); mehrfache Bestätigungen und Erweiterungen lieferten mir *Corylus Avellana*, *Viburnum Opulus*, u. A.

Wundholz am unteren Rande von Ringwunden. Bekanntlich geht unterhalb einer Ringelung die Holzbildung unter gewissen Umständen während kurzer Zeit weiter, wir dürfen also auch hier Wundholz erwarten. In der That findet es sich an der bezeichneten Stelle oft vor, zumal an solchen Versuchszweigen, welche im Frühling vor Anfang der normalen Holzbildung geringelt wurden. So beobachtete ich es an im April geringelten Zweigen von *Sorbus Aucuparia* und *Viburnum Opulus.* Aber auch an solchen Ringwunden, welche im August oder September gemacht wurden, fand ich bisweilen Wundholz am unteren Rande des Ringschnittes (z. B. bei *Corylus Avellana* und *Virburnum Opulus).*

Die neugebildete Holzschicht ist immer äusserst dünn; ihr Wachsthum hört bald auf. Dementsprechend kann auch kein secundäres Wundholz in ihr entstehen, und auch die etwaige Anwesenheit eines Calluswulstes am Schnittrande keinen Einfluss auf sie haben. In anatomischer Hinsicht hat dieses Gewebe genau denselben Bau wie das primäre Wundholz am oberen Wundrande, die verschiedenen Zonen sind hier in gleicher Reihenfolge, von der Wunde aus durchmustert, da, und gehen abwärts auch hier in normales Wundholz über. Es scheint mir daher, dass eine eingehende Beschreibung ihres Baues überflüssig ist.

Aehnliche, äusserst dünne Wundholzschichten erhielt ich, wenn ich im Frühjahr, kurz vor dem Anfang des normalen Dickenwachsthums doppelte Ringelungen machte. An jedem Versuchsast wurden daben zwei ringförmige Entrindungen vorgenommen; die Entfernung der beiden Wunden betrug einige Cm. bis einige Decm. Ich sorgte dafür, dass sich zwischen beiden Wunden kein Seitenzweig und keine Knospe befand, um die Nährstoffquellen für das Wundholz am oberen Rande der unteren Ringwunde auf die Reservenährstoffe des Holzes und des Bastes zu beschränken. Gewöhnlich veranlasste nun auch die untere Ringwunde sowohl an ihrem oberen als an ihrem unteren Rande die Bildung einer dünnen Wundholzschicht, welche nach oben, resp. nach unten in normales Holz überging. Der anatomische Bau des Wundholzes stimmte auch hier an beiden Stellen bis in Einzelheiten mit der innersten Schicht des Wundholzes oberhalb der oberen Ringelung überein. Ich beobachtete es an beiden Stellen, oder an einer von beiden Stellen bei *Viburnum Opulus, Sorbus Aucuparia, Carpinus Betulus, Fraxinus excelsior* u. A.

Ferner habe ich im Sommer Zweige gleichzeitig mit dem Ringeln des grössten Theiles ihrer Blätter beraubt; die schlecht ernährten,

primären Wundholzschichten solcher Zweige unterschieden sich nur in der Dicke, nicht im anatomischen Bau von denen nicht entblätterter Aeste (z. B. *Acer Pseudoplatanus*); secundäres Wundholz entstand in ihnen nicht.

§ 3. *Wundholz an queren Einschnitten.*

Die Versuchszweige. Wird an zwei- bis mehrjährigen Zweigen die Rinde stellenweise bis in's Holz durchschnitten, so klafft die Wunde je nach Umständen mehr oder weniger. Ist der Einschnitt im Frühjahre gemacht und die umgebende Luft nicht zu trocken, so pflegt die entstandene Lücke durch eine Calluswucherung bald vollständig ausgefüllt zu werden. Im Hochsommer gemachte Querwunden dagegen werden gewöhnlich durch Austrocknen des Randes nachträglich erweitert; ein Verschluss durch einfache Callusbildung findet dann in ihnen nicht statt.

Auf die primäre Wundholzbildung übt dieser Umstand nur insofern einen Einfluss aus, als dieses Gewebe im ersteren Falle nur in dünner, im zweiten meist in etwas dickerer Schicht abgelagert wird, worauf ich unten zurückkomme.

Die secundäre Wundholzbildung ist aber eine gänzlich verschiedene, je nachdem die Wunde sich rasch vernarbt oder längere Zeit offen bleibt. Ich theile deshalb diesen Paragraphen in drei Abschnitte, und behandle zuerst das primäre Wundholz, dann das secundäre Wundholz an rasch vernarbten Querwunden, und zuletzt dasselbe Gewebe an den klaffenden Wunden dieser Art.

Bei den zu besprechenden Versuchen waren die Einschnitte immer genau quer zur Zweigachse, und meist nur einseitig, bisweilen aber auch rings um die Zweige herum gemacht.

Erstreckung des primären Wundholzes. Primäres Wundholz bildet sich einem einseitigen queren Einschnitt zufolge, oberhalb und unterhalb der Wunde über einer Strecke, welche oft nur wenige Mm., oft aber auch mehrere Cm. lang ist. Es bildet, im Querschnitt betrachtet, eine mit den Jahresringen concentrische Schicht, deren Dicke mit der Entfernung von der Wunde allmählig abnimmt. Es scheint, dass die oberhalb der Wunde vorkommende Schicht in gleicher Entfernung von der Wunde gewöhnlich etwas dicker ist, als die unterhalb der Schnittstelle befindliche.

Seitlich von den beiden Enden des Einschnittes bildet sich kein Wundholz; das nach Anfang des Versuchs entstandene Holzgewebe weist an diesen Stellen den normalen Bau auf. Ebenso er-

streckt sich das primäre Wundholz oberhalb und unterhalb der Wunde seitlich immer nur genau so weit, wie die Wunde selbst, nie weiter. Hieraus folgt, dass quere Einschnitte nur nach oben und unten, nicht aber seitwärts diesen Einfluss auf den Holzbau ausüben.

Ausserhalb des primären Wundholzes findet man das secundäre abgelagert, dessen Entstehung bei rasch vernarbenden Wunden anzufangen pflegt, sobald die Callusbildung in der Wundspalte soweit vorgeschritten ist, dass auch im Callus Holzneubildungen auftreten. Bei solchen Querwunden, welche sich nicht durch Callus schliessen, ist das primäre Wundholz immer reichlicher ausgebildet, als bei den sich rasch vernarbenden Einschnitten.

Dieses lehrten mich einige Versuche (u. a. mit *Evonymus europaeus*), in denen an einander ähnlichen Zweigen quere Einschnitte gemacht wurden, welche bei einigen Zweigen in der trockenen Luft der Umgebung keinen Callus machen konnten, und in den übrigen durch eine sie verhüllende Glasröhre vor Verdunstung geschützt waren, wodurch sie zur raschen Entwickelung einer vollständigen Callusausfüllung der Wundspalte befähigt wurden. In den letzteren Zweigen war das primäre Wundholz in bedeutend dünnerer Schicht ausgebildet, als in den ersteren.

Querwände in Holzfasern. Die äussersten, vor dem Verwunden schon angelegten Holzschichten weisen nicht selten auch einen Einfluss der Verwundung auf. Ihre Holzfasern zeigen bisweilen spärliche, oft aber zahlreiche Querwände, auch bei solchen Arten, denen gefächertes Libriform für gewönlich fehlt. Ich beobachtete dieses bis jetzt bei *Acer Pseudoplatanus*, *Aesculus Hippocastanum*, *Fraxinus excelsior*, *Sorbus Aucuparia*. Dass diese Erscheinung in die nämliche Kategorie zu rechnen sei, wie das häufige Auftreten von Querwänden in dem Holzparenchym des langzelligen Wundholzes (Vergl. für *Caragana* Taf. I, Fig. 4), und wie die Quertheilungen im Wundcambium selbst, scheint mir nicht zweifelhaft, doch fehlen mir hinlänglich zahlreiche Untersuchungen über diesen Punkt.

Dass die fragliche Holzschicht die letzte ist, welche im Augenblick, in dem der quere Einschnitt gemacht wurde, aus dem Cambium hervorgetreten war, schliesse ich daraus, dass das so leicht erkennbare primäre Wundholz nach aussen unmittelbar und scharf abgesetzt auf sie folgt. Vielleicht umfasst sie nur diejenigen Elementarorgane, in denen in dem Augenblick der Verwundung zwar die Längstheilungen vollständig aufgehört hatten, welche

aber damals noch nicht verholzt waren. Auch hierüber haben spätere Untersuchungen zu entscheiden.

Der anatomische Bau des primären Wundholzes. In der Nähe von Querwunden besteht dieses Gewebe aus denselben Zonen, mit demselben Bau, wie in geringelten Zweigen. Auch oberhalb und unterhalb der Wunde besitzt es die gleiche Zusammensetzung. Das isodiametrische Gewebe schliesst sich einerseits dem Callus an, andererseits geht es allmählig in das kurzzellige Wundholz mit spindelförmigen Zellen über. In diesem sind die Markstrahlen zahlreicher und niedriger, oft auch breiter, als im normalen Holz, und die Gefässzellen zu strangartigen Gruppen vereinigt. Oft nimmt die mittlere Länge der Elementarorgane in dieser Zone nach oben ganz allmählig zu, z. B. *Ulmus campestris*, in anderen Fällen (z. B. *Alnus glutinosa*, *Carpinus Betulus*) konnte ich auf Tangentialschnitten deutlich eine Region unterscheiden, deren Zellen ungefähr die halbe normale Länge hatten. Im Radialschnitt zeigen die zahlreichen Gefässe eine deutliche, wenn auch schwachwellige Anordnung, welche bisweilen auch auf Tangentialschnitten sichtbar ist (z. B. *Corylus Avellana*).

Das langzellige faserlose Wundholz besteht aus Holzparenchymfasern und engen Gefässen, welche gewöhnlich anscheinend ohne Regel mit einander gemischt sind. Bald besteht es hauptsächlich aus Holzparenchym, mit nur wenigen Gefässen (z. B. *Fraxinus excelsior* und *Syringa vulgaris*, welche letztere Art im normalen Holz nach Sanio nur paratracheales Holzparenchym, und auch dieses nur in sehr geringer Menge besitzt). Bald herrschen die Gefässe mehr oder weniger vor, nicht selten fast bis zum gänzlichen Ausschluss des Holzparenchyms (z. B. *Ulmus suberosa*). Diese Unterschiede mögen oft in der Natur der Species begründet sein, oft aber sind sie dies entschieden nicht. So zeigte *Populus canescens* in einem, Ende Mai, verwundeten Zweig fast nur enge Gefässe im faserfreien Wundholz, während ein Mitte August verwundeter Zweig desselben Baumes, in demselben Gewebe sehr viel Holzparenchym zwischen den Gefässen erkennen liess.

Die Gefässe des faserfreien Holzes sind im Querschnitt meist viereckig oder länglich viereckig und nicht erheblich weiter, als die Holzparenchymzellen. Bisweilen sind einzelne kreisrund (z. B. *Fraxinus excelsior*), dabei aber doch nur sehr eng. Ihre Zellen sind meist scharf zugespitzt und dadurch nie genau geradlinig an einander gereiht. Dieses und einige andere Merkmale deuten auf ihre Uebereinstimmung mit den „kleinen Gefässen" Sanio's im normalen

Holze hin. Die weiten runden Gefässe fehlen diesem Holzgewebe durchaus.

Secundäres Wundholz an rasch vernarbenden Querwunden. (Fig. 16.) Nachdem die Verjüngungsschicht im Callus sich nach oben und unten an das Wundcambium angeschlossen und sich als Calluscambium constituirt hat, pflegt die Bildung des secundären Wundholzes anzufangen, wie die Vergleichung von Radialschnitten und successiven Querschnitten lehrt. Es macht dieses ganz den Eindruck, als ob die Querwunde ein Hinderniss für die normalen Vorgänge im Cambium herbeiführe und als ob erst nach allmähliger Beseitigung dieses Hindernisses durch den Callus das Cambium allmählig dem gewohnten Gange wieder folgen könne. Ebenso wie beiden Calluswülsten an Ringschnitten bestehen auch hier die ersten Spuren des secundären Wundholzes in Gefässzellensträngen, welche durch den Callus verlaufen und sich nach oben und unten an die gleichwerthigen Stränge im übrigen Wundholz anschliessen. Diesen anfangs dünnen und vereinzelt auftretenden Strängen folgen bald zahlreichere und dickere; oft schliessen sie sich zu einer tangentialen Binde von gefässreichem Gewebe an einander. Den einzelnen Gruppen oder dieser Binde pflegen in der ganzen Länge des Wundholzes plötzlich Holzfasern in grosser Zahl zu folgen; sie bilden den raschen Uebergang zu einem Holzgewebe, dessen überwiegende Grundmasse aus Holzfasern besteht.

Unsere Fig. 16 giebt davon eine Vorstellung; sie ist nach einem Radialschnitt durch das Wundholz einer queren Spaltwunde in einem Zweige von *Viburnum Opulus* gezeichnet. Die Wunde drang bei β in das schon fertige Holz; die Spalte füllte sich mit Callus (δ) aus, in welchem sich eine Calluscambiumschichte bildete, welche sich allseitig an das übrige Cambium anschloss; ccc war die Lage des Cambiums, als der Zweig abgeschnitten wurde. Oberhalb und unterhalb des Callus sind die innersten Schichten kurzzelliges primäres Wundholz, die übrigen sind kurzzelliges secundäres; das langzellige Wundholz fing in dem Präparate erst ausserhalb des abgebildeten Theiles an. Im Querschnitt betrachtet, schien das secundäre Wundholz schon annähernd den normalen Holzbau zu haben; auf dem Längsschnitt zeigt es sich aber davon noch weit verschieden, da die Holzfasern und sonstigen Elementarorgane zwar die normale Form, aber eine viel zu geringe Länge besitzen. Dieser Uebelstand wird erst im Laufe langer Zeit allmählig beseitigt.

Untersucht man querverwundete Zweige, welche schon eine sehr dicke Schicht Wundholz gebildet haben, auf successiven Tangen-

tialschnitten durch dieses Gewebe, so kann man sich leicht von der allmähligen Verlängerung der Holzfasern, der Holzparenchymfasern und der Gliederzellen der Gefässe überzeugen; auch sieht man die anfangs niedrigen Markstrahlen allmählig ihre normale Höhe erreichen. Dass hierbei auch die Cambiumfasern allmählig an Länge zunehmen, ist selbstverständlich und geht aus der leicht zu beobachtenden Thatsache hervor, dass sie am äussern Rande des normal gewordenen Wundholzes normale Länge besitzen. Ebenso selbstverständlich ist es, dass dabei ihre Zahl auf einer gegebenen Fläche entsprechend abnimmt, wie dieses im zweiten Paragraphen über die Wundholzbildung an Ringwunden näher auseinandergesetzt wurde.

Wenn die normale Länge der Cambiumfasern überall erreicht worden ist, kann man die Bildung des Wundholzes als abgeschlossen betrachten, da von diesem Zeitpunkt an über die ganze ursprünglich in Mitleidenschaft gezogene Strecke nur noch normales Holz gebildet wird. In der Höhe des langzelligen primären Wundholzes bildet das secundäre nur eine sehr schmale Uebergangsschicht zum nachfolgenden normalen Holz.

Secundäres Wundholz an klaffenden queren Einschnitten. Bei trockener oder nicht sehr feuchter Luft pflegen die beiden Bastränden eines queren Einschnitts auszutrocknen, wobei das lebendige Gewebe sich nach aussen durch eine Korkschicht abschliesst, oder es tritt eine geringe Callusbildung an der oberen und unteren Seite der klaffenden Wunde ein, welche jedoch nicht hinreicht, die Holzblösze zu überdecken. Bald tritt dann die schützende Korkschicht in diesem Callusrande auf und die Wunde bleibt zunächst offen. Wohl in allen Fällen entsteht an den beiden Enden, rechts und links von der Querwunde, eine geringe Callusbildung, veranlasst durch den besseren Schutz gegen Vertrocknung, den diese Stellen gewähren.

Später bilden sich an beiden Seiten der Wunde Holzwülste, welche bei ihrem weiteren Wachsthum die Wunde allmählig überwallen und endlich ganz verschliessen können. Bekanntlich ist die Richtung der Holzfasern in diesen Wülsten eine schiefe, im Ganzen genommen um die Wunde herum ausbiegende; sie wurde bis jetzt allgemein als der Richtung der sogenannten „absteigenden Saftes" folgend beschrieben.

In ähnlicher Weise wie hier, geht die Wundholzbildung und die schliessliche Vernarbung bei einer grossen Zahl der anscheinend

verschiedensten Verletzungen von Bäumen vor sich. Ringwunden, bei denen an einer Stelle ein Rindenstreifen belassen ist, welcher die Wunde überbrückt, sowie die gewöhnlichen in die Versuchszweige eingeschnittenen Marken, verhalten sich ganz als breite quere Einschnitte. Liegen, wie dies bei Marken oft der Fall ist, zwei solche quere Einschnitte dicht neben einander, so pflegt die Rinde und das Cambium, wohl in Folge von Austrocknung, zwischen beiden abzusterben, und sie bilden zusammen nur eine breite Querwunde. Auch grössere Holzblöszen, welche durch Ablösung von ganzen Baststücken oder breiten Längsstreifen von Bast entstanden sind, pflegen sich in ähnlicher Weise zu vernarben. Ueberhaupt gehören sehr viele zufällige und natürliche Wunden, z. B. die durch Absterben oder Ausbrechen eines Astes hervorgerufenen, hierher.

Die schiefe Faserrichtung. Wie kommt im secundären Wundholze, das mit einer der Zweigachse parallelen Anordnung der Zellen anfängt, allmählig die schiefe Faserrichtung zum Vorschein? Die beste Antwort auf diese Frage gaben mir Versuche mit Zweigen von *Castanea vesca*, welche im August durch quere Einschnitte verwundet waren. Auf sie stützen sich hauptsächlich die folgenden Angaben; ihnen ist unsere Fig. 18 entlehnt, welche einen Theil der oberen Hälfte des Wundholzes an dem einen Ende eines queren Einschnittes im Tangentialschnitte darstellt.

Von der oberen Zone des primären Wundholzes steigen durch das kurzzellige Holz Gefässzellenstränge in senkrechter Richtung bis nahe an den Rand der Wunde ab. Diejenigen, welche über der Mitte der Querwunde liegen, behalten diese Richtung bis da, wo sie aufhören, bei. Diejenigen aber, welche nahe über dem Ende der Wunde liegen, biegen sich an ihrem unteren Theil etwas seitlich diesem Ende zu, bevor sie endigen (Fig. 18. b.). Ganz nahe über dem Ende der Wunde sieht man einen Strang so weit ausgebogen, dass er um die Wunde herum durch das an deren Ende befindliche Callusgewebe vordrängt (Fig. 18 *a*). Dabei wird er an dieser Stelle gewöhnlich schmäler, verbreitert sich aber unterhalb der Wunde wieder und schliesst sich den dort befindlichen Strängen an. Auf der Aussenseite solcher Stränge tritt sogleich Holzfasergewebe auf; die Richtung der kurzzelligen Holzfasern folgt überall der Richtung des Stranges. Zu dieser Zeit bildeten sich auf der Aussenseite der übrigen Gefässzellenstränge, welche unten blind endigen, noch keine Holzfasern und das Dickenwachs-

thum erlosch im Spätsommer überhaupt ehe sich dort solche zu bilden anfingen. Dieses lässt sich in der Figur allerdings nicht sehen, da es nur durch die Vergleichung mehrerer Tangentialschnitte, besser noch durch die von Querschnitten, bewiesen werden kann.

Die einmal entstandene, um die Wunde herum laufende Holzfaserschicht nimmt rasch an Länge der einzelnen Zellen und an Uebereinstimmung mit normalen Holz zu. Oft ist der erste faserbildende Strang in der Nähe der Wunde fast senkrecht gebogen, läuft dann in horizontaler Richtung bis an das Ende der Wunde, um sich hier im scharfen Winkel abwärts zu biegen. Beim weiteren Wachsthum gehen diese scharfen Biegungen allmählig verloren, und indem das Cambium unmittelbar oberhalb und unterhalb der Wunde aufhört zu wachsen, erlangt die Wundstelle bald mehr oder weniger die Form einer Ellipse, deren längere Achse der Zweigachse parallel läuft und welche seitlich von zwei Holzwülsten begrenzt wird.

Die specielleren Vorgänge bei der Bildung des secundären Wundholzes sind gleich den in den früheren Fällen beschriebenen; hier sollten nur die Abweichungen von jenen hervorgehoben werden.

§ 4. *Wundholz an schiefen Längswunden.*

Wie quere Einschnitte können auch schiefe Längswunden auf zweierlei Weise vernarben. Schliessen sich beide Schnittränder durch eigene Korkbildung unabhängig von einander ab, so bleibt die Wunde zunächst offen und ist einer schmalen, unvollständigen Spiralentrindung in ihrer Wirkung offenbar gleichzustellen. Andererseits kann aber auch die Wunde durch Callus vollständig ausgefüllt werden und durch Bildung von Calluscambium das normale Holzwachsthum wieder allmählig eingeleitet werden. Dieser letztere Fall soll zunächst den Gegenstand unserer Betrachtung ausmachen; die spiralförmigen Entrindungen aber erst am Schlusse dieses Paragraphen besprochen werden.

Längsspalten liefern bekanntlich das einfachste Mittel, um den Druck, den die Rinde auf das wachsende Holz ausübt, künstlich zu vermindern; sie werden in der Praxis oft angewandt, um dadurch die Intensität des Dickenwachsthums zu erhöhen. Durch diese Verminderung des Rindendruckes üben sie aber auch einen Einfluss auf den anatomischen Bau des Holzes aus, der dahin

wirkt, die relative Zahl der Gefässe und die radiale Weite der Holzfasern zunehmen zu lassen. Diese schon früher [1]) von mir mitgetheilte Thatsache hat sich bei meinen späteren Untersuchungen immer bestätigt; bei der jetzt folgenden Beschreibung werde ich ihrer aber der Deutlichkeit wegen nicht weiter erwähnen. Nur erlaube ich mir hier die Bemerkung, dass dieser Einfluss sowohl bei genau achsenparallelen, als auch bei etwas schief geneigten Schnitten bemerklich war.

Anatomischer Bau des primären Wundholzes. Bei Gelegenheit der erwähnten Untersuchung beobachtete ich häufig, dass die erste, nach dem Spalten des Bastes entstandene Holzschicht ganz anders gebaut war, sowohl als das auf ihrer Innenseite befindliche normale Holz, wie auch als die nach aussen auf dasselbe folgenden, weitzelligen und gefässreichen Schichten. Dieses abnormale Holz erstreckte sich seitwärts von der Wunde, in einigen Fällen nur wenig, in anderen bis in eine nicht unbeträchtliche Entfernung. Im Querschnitt untersucht, bildete es meist nur eine sehr dünne (2—10 Zellen dicke) Schicht, bisweilen (z. B. *Ailanthus glandulosa*) hatte es eine ansehnlichere Dicke. In allen Fällen kennzeichnete es sich durch den vollständigen Mangel an Holzfasern; sein Gewebe bestand nur aus engen Gefässen und Holzparenchym. Die Untersuchung auf Längsschnitten liess stets mit Gewissheit erkennen, dass die Gliederzellen der Gefässe und die Holzparenchymfasern die für die betreffenden Species normale Länge hatten. Nur in der unmittelbaren Nähe der Wunde fand sich kurzzelliges Gewebe, das den Uebergang zu dem Callus bildete. Fast nur aus Holzparenchym gebildet mit sehr wenigen Gefässen zeigte sich die fragliche Holzschicht z. B. bei *Ailanthus glandulosa, Fraxinus excelsior, Juglans regia;* Gefässe in überwiegender Mehrzahl enthielt sie z. B. bei *Carpinus Betulus* und *Sorbus Aucuparia.*

Die Fig. 18 (Taf. III) stellt ein kleines Stückchen dar, aus einem Querschnitte eines durch eine schiefe Längsspalte verwundeten Zweiges von *Salix aurita.* Die Linie bd gibt die äussere Grenze des vor dem Verwunden schon dagewesenen Holzes, welche sich bei Betrachtung des ganzen Praeparates leicht durch die Vergleichung der Wundstelle ergab (bd liegt nämlich in demselben mit den Jahresringen concentrischen Kreise, wie die tangen-

---

1) Flora 1865 p. 97.

tiale Linie des durch die Verwundung bis in geringer Entfernung seitlich von der Wunde getödteten Cambiums). Auf diese Linie folgt nun bis b′ d′ das Wundholz, das nur aus Holzparenchym (hp) und engen Gefässzellen (EG) besteht, dann aber (nach Verschluss der Wunde) wieder normales Holz.

Erstreckung des Wundholzes. Diese faserlose Holzschicht, auf deren Vorkommen ich schon in der *Opera* IV, S. 4. hindeutete, war mir damals in ihren Ursachen ganz unerklärlich. Ich habe in der ganzen mir bekannten Literatur nach Angaben über sie gesucht, da ich bei ihrem häufigen Vorkommen voraussetzen musste, dass sie wohl schon bekannt wäre. Aber nirgends fand ich auch nur einer ähnlichen Abweichung des normalen Holzbaues Erwähnung gethan. Ich sah mich dadurch veranlasst, zu versuchen durch eigene Untersuchung über sie in's Klare zu kommen, und dieses bildete den Ausgangspunkt für die ganze vorliegende Untersuchung. Als ich nun in dem primären Wundholz der Ringschnitte und queren Verwundungen ganz ähnlich gebaute Holzschichten kennen gelernt hatte, lag es nahe zu erforschen, ob sie nicht auf die nämliche Ursache wie diese zurück zu führen seien. Es war daher die Frage zu beantworten, ob nicht der schiefe Längsschnitt als Resultirender eines genau achsenparallelen Längsschnittes und eines queren Einschnittes zu betrachten sei, und nur kraft letzterer Decomponente die Entstehung des faserfreien Gewebes verursache.

Eine Reihe von Versuchen, zu diesem Zwecke angestellt, lehrte:

1°. Das faserfreie Gewebe findet sich nur im Wundholz von schiefen, nicht von der Zweigachse parallelen Längsspalten. Um alle Einwände zu beseitigen, wurden an dem nämlichen Versuchszweig in gleicher Höhe, also neben einander schiefe und achsenparallele Längseinschnitte gemacht, und deren Wundholzbildungen miteinander verglichen, diese ergaben dann stets deutlich das genannte Resultat. Zu diesen Versuchen dienten u. a. *Evonymus europaeus*, *Viburnum Opulus*, *Ligustrum vulgare*.

2°. Bei nicht zu langen schiefen Wunden erstreckt sich das faserfreie Holz im Querschnitt untersucht seitlich genau so weit wie die Projection der Wunde auf demselben Querschnitt. Es kann also stets der queren Decomponente der Spaltrichtung zugeschrieben werden. Dies lehrten mich u. a. *Evonymus europaeus* und *Ulmus campestris*. Bei längeren Wundspalten erstreckt sich das faserfreie Holz, wie zu erwarten, nicht immer so weit.

3°. Bei rascher Vernarbung der Wunde durch Callus findet sich auch hier das faserlose Holz in dünnerer Schicht vor, als wenn die Wunde eine längere Zeit bis zu ihrer völligen Verschliessung braucht. Versuche mit *Evonymus europaeus* u. a., bei denen an gleichbehandelten Zweigen das eine Mal die Callusbildung durch Bedeckung mit einer Glasröhre begünstigt wurde, während die zur Controlle bestimmten Zweige in ziemlich trockner Luft nur wenig Callus bilden konnten, stellten dies ausser Zweifel.

4°. Auf der Ober- und Unterseite einer schiefen Längswunde besitzt die betreffende Holzschicht denselben Bau; auf ihrer Aussenseite folgt gewöhnlich gleich wieder normales Holz, nur in der Region des kurzzelligen Holzes beobachtet man secundäres Wundholz.

5°. Der anatomische Bau des faserfreien Holzes stimmt mit dem des faserfreien langzelligen primären Wundholzes querer Verwundungen genau überein, sowohl im Allgemeinen, als wenn man beide Gewebebildungen bei der nämlichen Holzart untersucht (z. B. bei *Fraxinus excelsior, Morus nigra.*). Auf Tangentialschnitten erkennt man auch leicht das kurzzellige faserfreie Holz, sowie das isodiametrische Gewebe, welche beide zumal an solchen Zweigen schön und reichlich entwickelt sind, wo zwei schiefe Längsschnitte einander schneiden. So z. B. bei *Syringa vulgaris, Corylus Avellana.*

Diese Thatsachen lassen nun keinen Zweifel mehr über die Richtigkeit der oben ausgesprochenen Vermuthung: Das nach schiefen Längsschnitten entstandene faserfreie Holz ist dem primären Wundholz [1]) querer Wunden gleichwerthig, und der queren Decomponente der schiefen Bastspalte zuzuschreiben.

Richtung der Querwände im kurzzelligen primären Wundholz. Es ist hier der geeignetste Ort, Einiges einzuschalten über die *Richtung*, in der gleich nach der Verwundung die neuen Querwände im Wundcambium angelegt werden. Eine gewisse Aehnlichkeit mit den Wundkorktheilungen, welche in vielen Gewebeformen nach Verwundungen entstehen, kann ihnen nämlich nicht abgesprochen werden. Die Wundkorktheilungen pflegen in dem Auftreten neuer Scheidewände zu bestehen, welche der Wundfläche parallel sind. Es ist also zu entscheiden, ob die Richtung der Thei-

1) In seiner grössten Ausdehnung und in der am leichtesten in die Augen springenden Form ist es der langzelligen faserfreien Zone des primären Wundholzes gleichzustellen.

lungswände im Wundcambium und seinen Produkten von der Richtung der Wundspalte abhängig sei oder nicht. Bei Ringschnitten stehen diese Wände parallel der Wunde, wie für *Caragana* die Figur 7 auf Tafel II. zeigt; bei Querwunden ist das nämliche der Fall. Da sie hier aber zugleich auch senkrecht zur Längsachse der Mutterzellen stehen, sind diese Fälle zur Entscheidung der Frage nicht geeignet. Dagegen muss an schiefen Einschnitten, wo die Richtung der Schnittfläche einen oft sehr scharfen Winkel mit der Richtung der Zellenachsen macht, die Antwort leicht zu geben sein. Ich bereitete mir also im Hochsommer eine Anzahl solcher Zweige vor und untersuchte nach 2—3 Wochen die neugebildete Holzschicht. Es stellte sich heraus, dass in jeder Entfernung von der Wunde die neuen Querwände vorwiegend genau senkrecht zur Zellenachse standen, also in völliger Unabhängigkeit von der Richtung der Wundfläche angelegt waren. Dieses fand sowohl im Holzparenchym des langzelligen als in allen Zellen des kurzzelligen Wundholzes statt u. im letzteren sowohl dort wo in jeder Cambiumzelle nur eine Querwand auftrat, als da, wo jede Zelle deren 3 oder mehr aufwies. Allerdings fanden sich einzelne neue Querwände vor, welche etwas schief geneigt waren; ihre Richtung war aber eben so häufig der der Wunde entgegengesetzt als ihr entsprechend; sie beeinträchtigen also die obige Folgerung nicht. Dass der Grad der Neigung der schiefen Wunden dabei ohne Einfluss war, bedarf wohl keiner besonderen Erwähnung.

Die hier beobachteten Quertheilungen weichen also in sofern von gewöhnlichen Korktheilungen ab, als ihre Richtung nicht durch die Lage der Wundfläche, sondern durch von der Richtung der Wunde unabhängige Ursachen bestimmt wird.

Beobachtet wurde die erwähnte Thatsache bei *Magnolia acuminata, Salix aurita, Ailanthus glandulosa, Juglans nigra, Viburnum Lantana, Ptelea trifoliata* und *Prunus Mahaleb.*

Spiralförmige Entrindungen. „Entnimmt man den Baumstämmen einen schmalen Rinde- und Baststreifen in einer mehrfach gewundenen schmalen Spirallinie, so erlischt die Holzbildung am unteren Schnittrande des Spiralstreifens, während dieselbe am oberen Schnittrande in gesteigertem Maasse sich fortsetzt, so dass im Verlauf der Jahre um den Stamm ein spiralig verlaufender Holzwulst entsteht, in welchem die Längenachse aller Neubildungen parallel der Spirale verläuft." (Hartig. Bot. Ztg. 1858 S. 340).

Der vorstehende Satz enthält ungefähr das, was man über die Entstehung und den Bau der Wülste an spiralförmigen Entrindungen weiss. Auch bei anderen Schriftstellern fand ich über diesen Gegenstand keine wesentliche ausführlicheren Angaben. Offenbar betrifft Hartig's Mittheilung nur das secundäre Wundholz in seinen späteren Wachsthumsstadien.

Aus dem, was im vorigen Paragraphen über die Entstehung der schiefen Faserrichtung bei klaffenden Querwunden mitgetheilt worden ist, lässt sich leicht von vorherein ableiten, welche Aenderungen hier im Holzbau vor sich gehen müssen, bis der von Hartig beschriebene Zustand erreicht wird. Ich habe daher keine ausführlichen Versuchsreihen über diesen Punkt gemacht, sondern mich nur durch gelegentliche Beobachtungen und Versuche von der vollständigen Richtigkeit der Uebertragung der früher gewonnenen Sätze auf die hier obwaltenden Vorgänge überzeugt.

Die erste Andeutung der secundären Wundholzbildung sieht man in den äussersten Enden der Gefässzellenstränge, welche im Wundholz am obersten Schnittrand absteigen. Diese biegen sich schief abwärts in einer der Wundfläche mehr und mehr parallelen Richtung. Ist am oberen Schnittrande ein Calluswulst gebildet, so findet diese Umbiegung in ihm statt. Indem sämmtliche Stränge sich in derselben Richtung umbiegen, legen sie sich mit ihren Enden aneinander an, und es entstehen dadurch neue strangartige Gebilde, welche netzartig unter sich verbunden sind, und deren Hauptrichtung der Wundfläche nahezu parallel, und also schief abwärts gerichtet ist. Diesem Zusammenfliessen der einzelnen Stränge folgt fast plötzlich die Bildung von Holzfasern, welche anfangs äusserst klein sind, deren Zellenachsen aber der Richtung der Stränge an jeder Stelle genau folgen. Sehr schön beobachtete ich diese Verhältnisse u. m. a. bei *Ailanthus glandulosa* und *Juglans nigra* an Zweigen, welche etwa drei Wochen nach der Verwundung mikroskopisch untersucht wurden.

Nachdem so die erste Anlage des späteren Spiralwulstes als schmaler Streifen entstanden ist, gehen noch zwei wesentliche Veränderungen bis zur völligen Ausbildung in ihr vor. Denn erstens nimmt sie an Breite allmählig zu, indem die auf ihrer oberen Längsseite befindlichen Theile des kurzzelligen Wundholzes allmählig auch die schiefe Richtung der Elementarorgane annehmen. Diese Veränderung beschränkt sich aber keineswegs auf das kurzzellige Holz, und wie zumal mehrjährige Spiralwülste zeigen, werden immer höhere Schichten in Mitleidenschaft gezogen. Eini-

ge vereinzelt da stehende Beobachtungen scheinen darauf hinzudeuten, dass dabei in dem langzelligen Wundholz eine ganz allmählige Aenderung der Faserrichtung stattfindet; wie dieses geschieht bedarf aber noch einer genaueren Untersuchung.

Die zweite Veränderung ist dieselbe, welche auch sonst für secundäres Wundholz als Merkmal gilt. Ich meine die allmählige Verlängerung der Elementarorgane, welche anscheinend schliesslich dazu führen kann, den normalen Holzbau der Art wieder herzustellen, wenn auch mit zur Zweigachse geneigter Richtung sämmtlicher Elementarorgane. Nur an dem äussersten Rande gegen die Wundblösze hin, scheint diese Veränderung entweder gar nicht oder nur äusserst langsam zum völligen Abschluss zu gelangen. In dieser Gegend kommt oft eine merkwürdig verworrene Lage der Elementarorgane vor, bei der längere Zellen oft um kürzere gewunden sind, oder grössere wirbelähnlich gewundene Zellengruppen einen grossen Theil des Wulstholzes darstellen.

Nicht nur spiralförmige Entrindungen, sondern auch spiralförmige Ligaturen bewirken diese Erscheinungen. Künstlich erhielt ich einen solchen Spiralwulst bei *Ulmus campestris*; Spiralwülste, welche an Baumstämmen nach der Umschlingung durch *Lonicera* entstehen, sind allgemein bekannt und schon bei zahlreichen Holzarten wahrgenommen. Soweit meine Beobachtungen reichen, stimmen sie mit den oben beschriebenen Gebilden überein; die jüngsten Stadien habe ich allerdings noch nicht untersucht.

§ 5. *Wundholz an abgelösten Baststreifen.*

Das Ablösen von Rindenstreifen stellt eine ganz andere Art von Verwundung dar, als alle bis jetzt besprochenen Fälle, und es ist desshalb nothwendig, die Frage zu beantworten, ob dabei ähnliche Wundholzbildungen stattfinden oder vielleicht ganz andere Verhältnisse auftreten. Nun wird aber bei den gewöhnlichen Versuchen, in denen der Bast vom Holz abgelöst wird, ersterer zugleich sowohl in der Längsrichtung als auch in der Quere verwundet; in solchen Fällen verbindet sich also die Wirkung dieser beiden Verwundungen mit der des Ablösens. Wir wissen aber aus § 4, dass Längsspalten, welche genau der Zweigachse parallel gemacht sind, keine Wundholzbildungen von dem bisher beschriebenen Bau veranlassen, dass diese aber bei queren und schiefen Wunden stets auftreten. Um den Einfluss des Ablösens der Rinde für sich zu studiren, müssen wir also jede quere oder schiefe Verwundung des Bastes vermeiden, den abgelösten Rindenstreifen

also oben und unten mit dem übrigen Bast in Verbindung lassen.

Ablösung des Bastes ohne quere Verwundung. Um dieses zu erreichen, spalte ich an einem kräftigen Zweig die Rinde durch zwei bis in's Holz gehende und einander genau gegenüberliegende Schnitte in zwei gleiche Hälften. Die Schnitte müssen genau parallel zur Zweigachse sein und eine Länge von 20 bis 40 Cm. haben. Jetzt biege ich den Zweig in der Versuchstelle so, dass der eine Rindenstreifen auf der concaven Seite liegt. Während der Zweig sich in dieser Lage befindet, hebe ich den concaven Rindenstreifen in seiner ganzen Länge vom Holze ab, berühre ihn aber dabei nur in der Mitte seiner Länge, und an dieser Stelle nur an den beiden Schnitträndern.

Am oberen und unteren Ende bleibt der abgehobene Streifen mit der übrigen Rinde des Zweiges in Verbindung. Man kann nun den Baststreifen vorsichtig wieder anlegen, indem man den Zweig gerade streckt. Dann wird die Versuchsstelle mit Wachstuch umwunden und dadurch vor dem Austrocknen geschützt, und nun überlässt man den Zweig während einiger Wochen sich selber, bevor man ihn zum Zwecke der Untersuchung vom Baume abschneidet.

Aus dieser Anordnung des Versuchs ergibt sich die Nothwendigkeit, zunächst die Frage zu beantworten, welche Zellenschicht beim Abheben des Bastes zerrissen wird. Der gewöhnlichen Anschauungsweise nach ist diese Zellenschicht das Cambium; in der Wirklichkeit ist dieses aber nicht der Fall. Dieses ergiebt sich leicht aus einer kritischen Betrachtung der allgemein bekannten Thatsache, dass der abgelöste Rindenstreifen im Stande ist, neues Holz und neuen Bast zu bilden, während dem entblössten Holz diese Eigenschaft abgeht. Letzteres bildet unter günstigen Umständen eine Callusschicht, in der nicht sofort normales Holz, sondern erst sehr allmählig Wundholz und erst später wieder normales Holz entstehen kann. Das Cambium bleibt also gewöhnlich an der Rinde haften, die auf seiner Innenseite befindliche Schicht noch nicht differenzirter Holzzellen ist es, welche beim Abheben zerrissen wird. Eine anatomische Prüfung dieses Verhaltens, welche ich mit allen zu den Versuchen benutzten und einigen anderen Arten vornahm, bestätigte diese Folgerung.

Wenn das Abheben sehr vorsichtig geschieht, und jede quere Verwundung des Cambiums sorgfältig vermieden wird, erleidet das Cambium bei jenem Verfahren keine Beschädigung.

Es geschieht aber leicht, dass der Bast während der Dauer des Versuchs stellenweise fault, solche Zweige müssen selbstverständlich von der Untersuchung ausgeschlossen werden. Untersucht man nun einen gesund gebliebenen Versuchszweig, der einige Wochen nach der Operation weiter gewachsen ist, auf Querschnitten, so ergibt sich folgendes. Der abgehobene Rindenstreifen ist vom entblösst gewesenen Holz durch eine dünne Callusschicht getrennt, welche gewöhnlich sowohl vom Holzkörper als vom Cambium aus gebildet ist. An weiteren Neubildungen hat sich das Holz nicht betheiligt. Ausserhalb der erwähnten Callusschicht liegt nun abermals eine Holzschicht, auf deren Aussenseite man das Cambium erkennt. Dieses ist das nach der Operation gebildete Holz. Auf Querschnitten betrachtet, zeigt es, wie zu erwarten war, den Bau, welcher dem unter sehr geringen Rindendruck entstandenen Holz eigenthümich ist; die Gefässe sind zahlreicher und dementsprechend die Holzfasern weniger zahlreich als im normalen Holz, auch sind die Zellen zumal in radialer Richtung bedeutend weiter (so z. B. bei *Magnolia cordata*). Wichtiger ist die Untersuchung von Tangentialschnitten; diese zeigen, dass die Länge der Zellen überall die normale ist, und dass also keine Quertheilungen in den Cambiumzellen stattgefunden haben. Dass auch das relative Verhältniss der Elementarorgane, abgesehen von der grösseren Häufigkeit der Gefässe, ein normales ist, ist dabei leicht zu sehen. Sehr geeignet für diese Versuche ist *Salix purpurea*, weshalb sie mit dieser Art hauptsächlich angestellt worden sind.

Die Versuche beweisen, dass an abgelösten Baststreifen, welche keine quere Verwundung erlitten, der Holzbau ein fast normaler, und nur durch die Veränderung des Druckes gelockerter ist. Wundholz von dem eigenthümlichen Bau, den wir bei queren Wunden kennen lernten, beobachtet man hier nicht.

Bevor ich nun zu dem gewöhnlichen, complicirteren Falle der Ablösung ober oder unter querdurchschnittener Rindenstreifen übergehe, will ich hier einige Versuche einschalten, welche von dem vorhergehenden sich nur dadurch unterscheiden, dass am abgelösten Rindenstreifen eine Stelle des Cambiums quer verwundet wird, ohne dass dabei der Bast durchschnitten wird.

Verwundung des Cambiums am abgelösten Baststreifen. Verwundet man den abgehobenen Baststreifen von innen her mit dem Rücken des Messers, so ist es leicht, das ganze Cambium bis zu der innersten Bastfaserschicht auf einer queren Linie zu ver-

nichten, ohne die Bastfasern und die ausserhalb derer befindlichen Gewebepartien zu beschädigen. Die Richtigkeit dieser Behauptung wurde an zu dem Zwecke vorbereiteten Zweigen mikroskopisch dargethan.

Ist der Versuch nun nach der oben beschriebenen Methode ausgeführt worden, und hat man dabei das Cambium auf einer schmalen genau queren Strecke verwundet, so entsteht oberhalb und unterhalb dieser Stelle Wundholz. In der Wundblösze selbst ist eine Calluswucherung entstanden, welche auf ihrer Innenseite nach oben und unten in die schmale Callusschicht zwischen vorgebildetem Holz und Wundholz übergeht. An einem Zweig von *Salix purpurea*, welcher Anfang Juli in der angegebenen Weise vorbereitet war, und nach drei Wochen untersucht wurde, fand ich nicht nur die verschiedenen, oft beschriebenen Zonen des primären Wundholzes schön ausgebildet, sondern es drangen auf beiden Seiten der Wundstelle Gefässzellenstränge in die Calluswucherungen ein, und vereinigten so das Wundholz oberhalb und unterhalb der Wunde. Diese Stränge stellten den Anfang des Callusholzes dar, die inneren waren dünn, die äusseren dicker und zahlreicher; letztere vereinigten sich bald zu einer continuirlichen tangentialen Schicht. Auf der Aussenseite dieses faserfreien gefässreichen Gewebes war schon eine Holzfaserschicht entstanden, welche bei nicht unansehnlicher Dicke schon wieder die halbe für die Species normale Faserlänge erreicht hatte. Dieses kurzzellige Fasergewebe erstreckte sich nach oben und unten bis in die Höhe der langzelligen Zone des primären Wundholzes; in diesen Stellen ging es in normales Holz über. In grösserer Entfernung von der Querwunde war die ganze, am abgelösten Streifen neu gebildete Holzschicht normal gebaut.

Die quere Verwundung des Cambiums (und der angrenzenden jüngsten Schicht des Weichbastes) veranlasst also die Entstehung von Wundholz, auch ohne dass die Rinde ganz durchschnitten würde.

Wundholz an querdurchschnittenen abgelösten Baststreifen. Man darf nach dem Obigen erwarten, dass an querdurchschnittenen nur noch oben oder unten an der übrigen Rinde befestigten Baststreifen, in der Nähe des freien Endes faserloses Wundholz, sonst aber gefässreiches, weitzelliges Holz von sonst normalem Bau entstehen wird. Die Untersuchung bestätigte diese Vermuthung.

Sind solche Rindenstreifen mit ihrem oberen Ende an der unverletzten Rinde des Astes befestigt, so bilden sie bekanntlich eine dicke Holzschicht; sind sie nur am unteren Ende befestigt, so bleibt ihr Holz dünn. In hinreichend feuchter Umgebung wachsen dabei allseitig aus den Wundflächen reichliche Callusbildungen hervor; sie bedürfen aber hier keiner weiteren Besprechung.

Schon Trécul 1) beobachtete an einem solchen, nur unten befestigten Baststreifen von *Paulownia imperialis* eine Wundholzschicht, welche nahe am durchschnittenen Ende aus fast viereckigen, nicht zugespitzten Zellen bestand, und nach unten allmählig in normales Holz überging. Bei *Salix purpurea* beobachtete ich sowohl in den unten, als in den oben befestigten Baststreifen von dem quer abgeschnittenen Ende aus alle verschiedenen Zonen des primären Wundholzes in normaler Ausbildung. Das langzellige Wundholz ging an seiner Grenze allmählig in weitzelliges gefässreiches Holz von sonst normalem Bau über, das sich über den übrigen Theil (etwas mehr als die Hälfte) der 20 Cm. langen Baststreifen ausdehnte.

Auch die schiefe Faserrichtung kann unter Umständen an abgelösten Baststreifen beobachtet werden, wie folgender Versuch zeigt. Ich löste an einem Aste von *Salix purpurea* zwei spiralige Rindenstreifen von je etwa zwei Umgängen vom Holzkörper ab, und liess den einen nur am oberen, den andern nur am unteren Ende mit der übrigen Rinde in normaler Verbindung. Nachdem ich beide Spiralstreifen mit Zinnfolie umwickelt, und dadurch vollständig isolirt hatte, legte ich sie wieder an ihren Platz, und umgab die ganze Versuchsstelle mit Wachstuch. Nach einigen Wochen wurde der Ast abgeschnitten und mikroskopisch untersucht. Am oben befestigten Streifen hatte sich über fast zwei Windungen Wundholz gebildet mit Gefässzellensträngen, welche sich an ihrem unteren Ende in der Nähe des Wundrandes gewöhnlich schief abwärts bogen. Am anderen Baststreifen sah ich dies nur in der untersten Strecke. Im Uebrigen stimmte diese Neubildung mit dem Wundholz der gewöhnlichen Spiralwunden genau überein.

§ 6. *Verwundung der äusseren Bastschichten.*

In dem vorigen Paragraphen haben wir gesehen, dass eine

1) Ann. d. Sc. nat. 1853. S. 264.

quere Verletzung der äussersten cambialen Schichten an abgelösten Rindenstreifen hinreicht, um Wundholz entstehen zu lassen. Wenn man nun umgekehrt die Schichten des Bastes von aussen ab bis auf diese innersten vorsichtig abträgt, wird dann auch Wundholz entstehen? Die folgende Versuchsreihe beantwortet diese Frage verneinend.

Schneidet man an einem kräftigen Zweig von *Salix purpurea* mit einem Rasirmesser allmählig und vorsichtig die Rinde schichtenweise weg, bis da, wo ungefähr die gelbe Farbe des Gewebes verschwindet, so gelingt es oft, alles Bastgewebe bis auf die innerste Bastfaserschicht vollständig zu entfernen. Leicht kommen dabei stellenweise Verletzungen des Cambiums vor; diese schaden aber nicht, wenn die Versuchsstelle hinreichend gross ist und die genannten Verletzungen des Cambiums nur keine quere sind. Eine Längsspaltung des Cambiums kann sogar nützlich sein, um bei der späteren mikroskopischen Untersuchung die Grenze des vor und des nach Anfang des Versuchs gebildeten Holzes leicht aufzufinden. Den Beweis, dass die nach obiger Vorschrift vorgenommene Entrindung wirklich genau die erwähnte Tiefe erreicht, liefert die sofortige mikroskopische Prüfung von einigen der so vorbereiteten Zweige. Diese lehrt ferner, dass auf der Innenseite der innersten Bastfaserschicht oft nur eine äusserst dünne, noch fast undifferenzirte Schicht des Weichbastes liegt und dass also dort die Entfernung des Bastes ohne quere Verwundung des Cambiums so vollständig gelungen ist, als sie überhaupt im Experimente ausführbar ist.

Nachdem die Zweige an der Pflanze so hergerichtet waren, habe ich die Versuchsstellen mit Wachstuch umwunden, um sie vor Austrocknung zu schützen. Nach etwa drei Wochen zur Untersuchung abgeschnitten, zeigten sie die Wundstelle gänzlich mit Callus überdeckt. Die neugebildete Holzschicht hatte schon eine nicht unbeträchtliche Dicke und enthielt stellenweise zwei Gefässe auf einer radialen Linie. Sie bestand, auf Tangentialschnitten und Querschnitten untersucht, in jeglicher Höhe der etwa 6 Cm. langen entrindeten Stelle aus Elementarorganen von der normalen Länge, welche hauptsächlich Holzfasern und runde Gefässe waren. Auf Querschnitten erkannte ich, dass die Gefässe zahlreicher, die Holzfasern radial weiter waren, als in der kurz vor Anfang des Versuchs abgelagerten Holzschichte, eine Thatsache, welche nicht überraschen kann, wenn man bedenkt, in wie hohem

Maasse der Rindendruck durch die Entfernung der äusseren Bastschichten abgenommen haben muss.

Auch ausserhalb der Wundblösze nach unten zu, zeigte sich das neugebildete Holz normal.

Wir kommen also zu der Schlussfolgerung, dass weder die Quertheilungen des Cambiums, noch die Aenderungen in der relativen Zahl seiner verschiedenartigen Produkte, welche bis jetzt als Folgen von queren Verwundungen des Bastes und des Cambiums zusammen beschrieben worden sind, allein durch Vernichtung des Bastes verursacht werden können.

Zu demselben Resultate führten mich Versuche mit *Evonymus europaeus, Acer Pseudoplatanus* u. a.

§ 7. *Zusammenfassung der anatomischen Ergebnisse.*

In dem Vorhergehenden habe ich bei einer Reihe von verschiedenartigen Verwundungen die Holzschichten untersucht, welche in der ersten Zeit nach der Verwundung in der Umgebung der Wundstelle abgelagert werden. Die anatomischen Befunde lassen die Wunden in zwei Gruppen zusammenstellen, wobei zunächst die etwaige Entstehung von Callus und Callusholz ausser Betracht bleiben mag. In der einen Gruppe von Wunden zeigten sich das in der Umgebung neugebildete Holz nur insofern vom normalen Holz verschieden, als der Verminderung des Rindendruckes durch die Verwundung entsprach: das Holz war gefässreicher und seine Fasern in radialer Richtung weiter als normal. 1) Die der zweiten Gruppe angehörigen Wunden hatten einen viel bedeutenderen Einfluss auf das in ihrer Nähe zunächst entstehende Holz ausgeübt. Der Mangel an Holzfasern und weiten Gefässen, der vorwiegend parenchymatische Bau, dazu in der nächsten Nähe der Wunden noch die abnormale Kürze aller Zellen u. s. w., prägten diesem Wundholz einen höchst eigenthümlichen, leicht kenntlichen Charakter auf.

In die erste Gruppe gehören folgende untersuchte Verwundungen:

1. Längsspaltungen, welche genau der Zweigachse parallel verlaufen. (*Opera* IV, S. 14).
2. Ablösung des Bastes vom Holz, ohne quere oder schiefe Verletzung des Cambiums (wo also der abgelöste Streifen

1) Cf. *Opera IV,* S. 14 und S. 26.

von zwei genau der Zweigachse parallelen Längsspalten begrenzt, oben und unten am übrigen Bast befestigt und innerlich nirgends verletzt ist). (§ 5.)

3. Verletzung der äusseren Bastschichten ohne Verwundung des Cambiums. (§ 6.)

In die zweite Gruppe gehören:

1. Ringförmige Entrindungen; das Wundholz befindet sich auf der Oberseite und gewöhnlich auch auf der Unterseite der Wunde. (§ 1 & 2.)
2. Quere Einschnitte; das Wundholz befindet sich auf der Oberseite und Unterseite, nicht aber rechts und links von der Wunde. (§ 3.)
3. Schiefe Einschnitte; Wundholz beiderseits; es erstreckt sich aber nirgends weiter, als die Projection des schiefen Schnittes auf den Querschnitt. (§ 4.)
4. Verwundung des Cambiums an abgelösten Längsstreifen der Rinde. Wundholz oberhalb und unterhalb dieser Querwunde. (§ 5.)

Bei der Betrachtung dieser beiden Gruppen muss es auffallen, dass in der ersten nur Längswunden, in der zweiten nur Querwunden vorkommen. Die schiefen Wunden sind hier als quere zu betrachten, da sie nur in ihrer Projection auf den Querschnitt die fragliche Wirkung ausüben. Oder noch besser, sie sind als Combinationen von Längs- und Querwunden zu betrachten, was zumal aus den Folgen etwas schief verlaufender Längsspalten deutlich hervorgeht. Ebenso können alle übrigen, hier nicht behandelten Wunden als Combinationen von Längs- und Querwunden betrachtet werden.

Wir haben also folgende Arten von Wundholz zu unterscheiden, wenn wir diesen Begriff allgemein für alle abnormale Holzbildungen in der Nähe von Wunden anwenden:

1. *Wundholz an Längswunden*; das Holz ist weitzelliger, reicher an Gefässen und entsprechend ärmer an Holzfasern, als normales Holz, von dem es sonst nicht erheblich abweicht (Wunden der ersten Gruppe).

2. *Wundholz der Querwunden*; die innerste *primäre* Schicht weicht in zahlreichen Punkten vom normalen Holzbau ab. Unter diesen sind hervorzuheben: Das Vorwiegen des Holzparenchyms

bei vollständigem Fehlen der Holzfasern und echten Gefässe, die strangartige Anordnung der Zellen mit gefässähnlich getüpfelter Wandung und die abnormale Kürze der Zellen in nächster Nähe der Wunde.

Die folgenden *secundären* Schichten bilden mit fast unmerklicher Abstufung den Uebergang zum normalen Holz (Wunden der zweiten Gruppe).

3. *Callusholz.* Ausgehend vom undifferenzirten parenchymatischen Gewebe des Callus, stimmt es im Bau seiner nachfolgenden Schichten mit dem secundären Wundholz der Querwunden überein.

Das Wundholz der Längswunden ist in einem früheren, oben citirten Aufsatze von mir behandelt worden, und hier nur der Uebersichtlichkeit wegen mit aufgeführt. Dagegen bilden das Wundholz der Querwunden, sowie das Callusholz den eigentlichen Gegenstand dieser Arbeit, deren wesentlichste Resultate ich jetzt versuchen will, übersichtlich zusammenzustellen.

Das primäre Wundholz ist immer scharf vom vorhergebildeten normalen Holz abgegrenzt, nach aussen geht es allmählig in das secundäre über. Es erstreckt sich von der Wunde aus nach oben und unten gewöhnlich über wenige Centim. und stellt meist auch nur eine wenige Zellen dicke Schicht dar. Nur wenn Ringwunden ohne Callus vernarbten, wurde es in dickerer Schicht beobachtet. Die Mächtigkeit des secundären Wundholzes ist aber meist eine bedeutend grössere. Seine Ausdehnung (in tangentialquerer und longitudinaler Richtung) ist bei Ringwunden, ferner an allen rasch und vollständig vernarbenden Wunden keine grössere, als die des primären Wundholzes und des Callusgewebes, m. a. W. es wird nur auf der Aussenseite des ersteren und innerhalb des letzteren gebildet. Bleibt aber die Wunde längere Zeit offen, so können alle sie zunächst umgebenden Partien in Mitleidenschaft gezogen werden, indem sich um sie herum die bekannten Holzwülste bilden, welche, immer an Grösse zunehmend, in günstigen Fällen schliesslich die entblöszte Wundfläche überwallen. Wir betrachten hier aber nur die ersten Anlagen dieser Gebilde, also die vor dem ersten Winter nach der Verwundung entstandenen Wundholzschichten.

Ich schreite jetzt zu der Besprechung des anatomischen Baues des Wundholzes.

Der Bau der dünnen primären Schicht ist je nach der Entfernung von der Wunde sehr verschieden, man kann darnach zwei Zonen unterscheiden, welche aber an ihrer Grenze allmählig in einander übergehen. Der Wunde zunächst liegt die *kurzzellige Zone*, ihr folgt die *langzellige*. In der ersteren unterscheide ich die zwei folgenden Unterabtheilungen:

a) *Kurzzelliges Holz mit polyedrischen Zellen.* Es zeigt den grössten Einfluss der Wunde, denn durch Quertheilungen im Cambium sind seine Zellen, im Tangentialschnitt betrachtet, isodiametrisch; dabei sind sie alle einander vollständig gleich, am nächsten mit den Markstrahlenzellen des normalen Holzes übereinstimmend. Nur selten zeigen einzelne ohne Formabweichung Tüpfeln, wie sie im normalen Holze in den Gefässen vorkommen (vergl. Tafel II, Fig. 7 und 8).

b) *Kurzzelliges Holz mit spindelförmigen Zellen.* (Taf. II, Fig. 5 und 6). Die Cambiumzellen sind je nach der Entfernung von der Wunde durch eine oder mehrere Querwände getheilt; ihre so entstandenen Tochterzellen spitzten sich wieder zu; dementsprechend ist das Gewebe ein kurzzelliges, und zwar ist die Zellenlänge um so geringer, je näher der Wunde die Zellen liegen. Die Markstrahlen sind sehr gross, die Grundmasse des Gewebes besteht aus Holzparenchymfasern (zumal aus ungetheilten, also sogenannten Ersatzfasern) und ist von zahlreichen dünnen, netzartig unter sich verbundenen Strängen von engen Gefässzellen durchzogen. Holzfasern [1]) fehlen (Taf. II, Fig. 14).

Die langzellige Zone des primären Wundholzes entsteht aus Cambiumzellen von normaler Länge; ihre Elemente haben also gleichfalls normale Länge. Die Grundmasse besteht aus Holzparenchym (und Ersatzfasern); die engen Gefässzellen sind in ihr zu strangartigen Gruppen verbunden, Holzfasern und weite Gefässe fehlen (Taf. I, Fig. 3 und 4).

Nach oben geht diese Zone allmählig in das normale Holz desselben Jahresringes über, indem sich hier eine Strecke befindet, in welcher die Grundmasse aus Holzparenchym und Holzfasern

---

1) Die faserartigen Tracheiden Sanio's verhalten sich immer wie die Libriformfasern; ich nenne beide der Bequemlichkeit wegen mit dem alten Namen Holzfasern. Die gefässähnlichen Tracheiden Sanio's verhalten sich immer wie die Gliederzellen der engen Gefässe Sanio's, welche bekanntlich nicht reihenförmig aneinander gelagert zu sein pflegen; ich fasse beide unter dem Namen enge Gefässzellen zusammen.

besteht, welche letztere mit der Entfernung von der Wunde immer an Zahl zunehmen; man kann dieses Gewebe auch als obere Abtheilung des langzelligen Wundholzes auffassen (Tafel I. Fig. 1).

Im secundären Wundholz ist der Bau der auf einander folgenden Schichten ein verschiedener, die innersten gleichen in vielen Punkten der Zone des primären Wundholzes oder dem Callus, auf welche sie nach aussen folgen, die nachfolgenden nähern sich in ihrem Bau immer mehr dem normalen Holz, bis auf sie endlich vollständig normales Holz folgt.

Entsprechend den beiden Zonen des primären Wundholzes unterscheide ich auch hier zwei Abtheilungen:

a) *Die langzellige Zone.* Sie entsteht aus demselben Cambium, als die langzellige Zone des primären Wundholzes; ihre Zellen haben also von vornherein die normale Länge. Sie ist gewöhnlich nur eine schmale Uebergangsschichte zu dem bald auftretenden normalen Holz und fehlt nicht selten ganz, wie z. B. oft bei schiefen Einschnitten (Fig. 18).

b) *Die kurzzellige Zone.* Sie entsteht aus dem kurzzelligen Cambium der entsprechenden Zone des primären Wundholzes und im Callusgewebe; sie fängt also mit abnormal geringer Zellenlänge an. Ihre innerste Schicht besteht aus parenchymatischer Grundmasse mit Gefässzellensträngen, vom primären Wundholz kaum zu unterscheiden. Rasch vermehren sich diese Stränge; ihnen folgt ebenfalls rasch die Bildung von Holzfasern und nach kurzer Frist werden nur noch Schichten abgelagert, in denen das Verhältniss der verschiedenen Elementarorgane annähernd das normale ist. Die Elemente sind aber noch sehr klein; ihre Länge nimmt durch Spitzenwachsthum einzelner und Verdrängung anderer Cambiumzellen fortwährend aber langsam zu. Bei einseitigen klaffenden Wunden findet diese Verlängerung gewöhnlich in einer zur Zweigachse geneigten, mit dem Wundrande mehr oder weniger parallelen Richtung statt. Ist die normale Länge wieder erreicht, so folgt selbstverständlich normales Holz dem Wundholz (Fig. 15 d—c; Fig. 16 d—c).

Versuchen wir es nun, die im Obigen kurz dargestellten Abweichungen des Wundholzes vom normalen Holzbau unter bestimmte Gesichtspunkte zusammenzufassen, so haben wir die beiden folgenden Gruppen von Erscheinungen scharf zu trennen:

a) *Die Quertheilung und das Längenwachsthum der Cambiumzellen.*

b) *Die Formausbildung der zu Dauerzellen werdenden Cambiumtochterzellen.*

Quertheilung der Cambiumzellen finden wir nur in der der Wunde am nächsten liegenden Zone; die Zahl der Querwände nimmt mit zunehmender Entfernung von der Wunde ab. Die Folgen dieser Quertheilung sind schon in der ersten nach der Verwundung gebildeten Holzschicht sichtbar; sie muss sich also in kürzester Frist nach der Verwundung vollzogen haben.

In der unmittelbaren Nähe der Wunde bleiben die Zellen (im Tangentialschnitt betrachtet) polyedrisch, im übrigen kurzzelligen Holz spitzen sie sich durch Längenwachsthum zu. Im kurzzelligen secundären Holz nimmt die Länge der Cambiumzellen und der aus ihnen hervortretenden Dauerzellen während der ganzen Dauer seiner Ablagerung fortwährend bis zur normalen Grösse zu. Auf Spitzenwachsthum der Cambiumzellen ist auch die schiefe Richtung der Elementarorgane im secundären Wundholz so vieler klaffenden Wunden zurückzuführen. Diese Verlängerung hat hier offenbar eben in jener schiefen Richtung stattgefunden.

Die Häufigkeit des quergetheilten Holzparenchyms im langzelligen primären Wundholz, und die vereinzelt auftretenden Querwände in den jüngsten vor der Verwundung angelegten Holzfasern sind Erscheinungen, welche jedenfalls mit den Quertheilungen im Wundcambium nahe verwandt sind.

Die Formausbildung der aus dem Cambium entstehenden Dauerzellen des Holzes ist eine um so mannigfachere, je weiter von der Wunde aus man das Wundholz untersucht. Diese Regel gilt vom primären Wundholz, aber auch (in radialer Richtung) vom secundären. Dieses durchläuft nämlich, in Bezug auf die Mannigfaltigkeit der Formausbildung seiner Zellen, dieselbe Reihenfolge, welche das primäre mit zunehmender Entfernung von der Wunde zeigt. Selbstverständlich fängt es dabei an jeder Stelle mit dem dort im primären Wundholz gegebenen an; überschlägt also z. B. in seiner langzelligen Zone die Erscheinungen des kurzzelligen Holzes.

Hierbei sind folgende speciellere Punkte hervorzuheben:

a) Das Zahlenverhältniss zwischen den Markstrahlenzellen und dem übrigen Gewebe ändert sich mit der Entfernung von der

Wunde (rasch) zu Gunsten des letzteren. In unmittelbarer Nähe der Wunde entstehen ausschliesslich den Markstrahlenzellen ähnliche Elemente [1]).

b) In geringer Entfernung von der Wunde, so wie in der innersten Schicht des kurzzelligen secundären Wundholzes ist die Grundmasse rein aus Zellen des parenchymatischen Systems gebildet; in ihr befinden sich strangartige Gruppen von engen Gefässzellen, deren Ausdehnung mit der Entfernung von der Wunde zunimmt.

c) Holzfasern und weite runde Gefässe entstehen nur in ziemlich grosser Entfernung von der Wunde, und auch da um so seltener je näher der Wunde. [2]) Sie fehlen den innersten Schichten des secundären kurzzelligen Wundholzes.

Anhang. In Bezug auf die mitgetheilten Regeln verhalten sich alle untersuchten Laubhölzer gleich; aus ihrer ziemlich bedeutenden Zahl (etwa 50) darf also mit Wahrscheinlichkeit auf die allgemeine Gültigkeit der gewonnenen Resultate für die Wundholzbildungen an queren Wunden bei den Laubhölzern geschlossen werden. In Bezug auf den Bast und auf die Nadelhölzer erlaube ich mir ein paar kurze Bemerkungen anzuknüpfen.

Da selbstverständlich der Bast fast immer mit zur mikroskopischen Betrachtung gelangte, hatte ich vielfach Gelegenheit mich zu überzeugen, dass auch im Wundbast die Zellenlänge geringer und das relative Verhältniss seiner Elementarorgane ein anderes ist, als im normalen Bast. Auch mit Coniferen habe ich einige Versuche angestellt, nach denen ich glaube zu der Annahme berechtigt zu sein, dass sie sich in Bezug auf die Länge der Zellen im Wundholz ähnlich verhalten wie die Dicotylen. Für das relative Verhältniss der Elementarorgane lassen sich die Ergebnisse selbstverständlich nicht einfach übertragen; doch fand ich, dass die Harzgänge im Wundholz oft zahlreicher sind als im normalen Holz, und sich darin also wie Holzparenchym verhalten. Dieses stimmt zu Sanio's Auffassung, der sie bekanntlich zum parenchy-

---

1) Dass dieses Gewebe kein Callus ist, obgleich es denselben anatomischen Bau besitzt, erhellt daraus, dass es in radialer Richtung zur Zweigachse aus dem Cambium hervorgeht. Der Callus pflegt senkrecht oder schief zur Wundfläche hervorzuwachsen.

2) Nach einigen vereinzelten Beobachtungen scheint auch das Zahlenverhältniss anderer Elementarorgane im Wundholz abweichen zu können.

matischen System rechnet. Die bekanntlich reichlichen Harzmengen, welche an Wundstellen bei Nadelhölzern so oft beobachtet werden können, entspringen vielleicht zum grossen Theil diesen Harzgängen des Wundholzes.

Ganz ähnliche Abweichungen vom normalen Holzbau, wie die beschriebenen Wundholzbildungen, zeigt auch das Holz in den Wülsten, welche an den Rändern von mit Bindfaden stark umwundenen Stellen an Zweigen entstehen. Diese Abweichungen treten hier aber nicht plötzlich, sondern allmählig auf. Die Beschreibung meiner hierüber gemachten Untersuchungen behalte ich mir für eine spätere Gelegenheit vor.

§ 8. *Betrachtungen über die Ursachen der Wundholzbildung.*

Im Eingang dieses Aufsatzes habe ich hervorgehoben, dass die vorliegende Arbeit nur die Erfüllung einer Vorbedingung bezweckt, welche für eine physiologische Untersuchung des betreffenden Gegenstandes durchaus nothwendig erschien. Die Aufgabe, welche ich mir zu bearbeiten vorgenommen hatte, war die Erforschung des Abhängigkeitsverhältnisses der normalen Wachsthumsvorgänge des Cambiums von äusseren Ursachen.

Nachdem nun im Vorhergehenden die Abweichungen, welche das Wundholz in seinem Bau vom normalen Holzbau zeigt, ausführlich dargelegt worden sind, habe ich zum Schluss noch die Frage zu beantworten, was durch diese anatomische Arbeit für die genannte Aufgabe gewonnen worden ist. M. a. W., welche Ausgangspunkte lassen sich darin für die physiologische Forschung über unser Thema finden?

Um auf diese Frage eine möglichst bestimmte Antwort zu erhalten, wollen wir jetzt die denkbaren Veränderungen in den physiologischen Verhältnissen betrachten, welche durch die queren Verwundungen herbeigeführt werden. Gelingt es uns von einigen schon von vornherein nachzuweisen, dass sie keine Rolle bei der Wundholzbildung spielen können, so werden wir durch Ausschliessung dieser vielleicht dazu kommen, eine bestimmte Hypothese aufzustellen, welche uns dann als Ausgangspunkt für die experimentelle Forschung dienen kann.

Unter den Veränderungen, welche durch eine Verwundung in deren Umgebung zu Stande kommen, und welche muthmasslich einen Einfluss auf das Holzwachsthum in der Nähe der Wundstelle haben können, verdient in erster Linie die Verminderung des Rindendruckes genannt zu werden. Denn von dieser wissen wir be-

reits, dass sie einen Einfluss auf den Bau der entstehenden Holzschichten ausüben kann. Andere zu prüfende Ursachen sind: die leichtere Zufuhr des atmosphärischen Sauerstoffs zu den der Wunde benachbarten Gewebepartien, sowie deren Wasserverlust. Auch erleidet die Bewegung der Nährstoffe in der Rinde und unter Umständen auch die das Wassers im Holzkörper eine Aenderung, welche vielleicht auf das Holzwachsthum einen Einfluss ausüben könnte.

Da die Veränderung des Druckes duch die Verwundung den meisten Erfolg bei dieser Discussion verspricht, werde ich sie erst nach Erledigung der anderen Punkte besprechen.

Offenbar kann das Cambium in der Nähe einer frisch gemachten Querwunde, durch Diffusion von der Wundfläche aus viel reichlicher Sauerstoff bekommen, als im normalen Zustande. Man kann also hierin eine Ursache der Wundholzbildung vermuthen. Dem anatomischen Bau des Cambiums gemäss, darf man annehmen, dass dieser sich in longitudinaler Richtung nach oben und unten leicht verbreiten würde, in querer Richtung aber viel schwieriger. Dies würde der wirklichen Ausdehnung des Wundholzes allerdings entsprechen. Widerlegt wird aber diese Vermuthung vollständig durch die Versuche über die Holzbildungen an abgelösten Längsstreifen der Rinde. Hier ist offenbar der Zutritt des Sauerstoffs überall gleich; dennoch entsteht nur in der Nähe des durchschnittenen Endes faserloses Wundholz, weiter oberhalb aber besteht das Holz, dem geringen radialen Druck entsprechend, aus weiten Holzfasern und zahlreichen Gefässen, beide von normaler Länge.

Derselbe Versuch zeigt zugleich, dass auch der Wasserverlust durch Verdunstung an der Wundfläche keinen wesentlichen Einfluss ausübt. Auch geht aus ihm hervor, dass der Wasserstrom im Holzkörper weder für das normale Wachsthum des Holzes noch für die Entstehung von faserlosem Wundholz eine directe Bedingung ist.

Es scheint mir überflüssig, weitere Thatsachen anzuführen für den Satz, dass in den eben erwähnten directen Folgen der Querwunden die Ursache der Wundholzbildung nicht zu finden ist.

Etwas ausführlicher ist die Vermuthung zu prüfen, ob nicht die Verhinderung der Bewegung der Nährstoffe in der Rinde eine Rolle bei der Wundholzbildung spiele.

Leicht würde doch Mancher hier geneigt sein, die alte Theorie

des „absteigenden Saftes" zur Hülfe zu ziehen, wie dieses früher für die Erklärung der schiefen Faserrichtung in Spiralwülsten wirklich geschehen ist. 1) Mehrere der mitgetheilten Beobachtungen würden anscheinend als Stützen für diese Annahme herbeigezogen werden können. Vor Allem die Thatsache, dass die beschriebenen Wundholzbildungen nur an queren und schiefen Wunden auftreten, und auch hier nur soweit als die Wunden sich seitlich erstrecken, also nur da, wo die Bewegung der Nährstoffe in der Längsrichtung wirklich unterbrochen ist. Dennoch muss die erwähnte Annahme entschieden zurückgewiesen werden. Die Theorie des absteigenden Saftes ist in ihren Principien durchaus unrichtig; sie nimmt einen einzigen Bildungssaft an, während nachgewiesenermaassen die einzelnen Nährstoffe sich jede für sich und unabhängig von den anderen bewegen, ja zum Theil dabei ganz verschiedene Gewebe als Weg benutzen. Ferner nimmt die erwähnte Ansicht an, dass dieser „Bildungssaft" an und für sich im Bast absteige, und also wenn dieser Weg durch eine Ringelung unterbrochen wird, sich am oberen Rande der Ringelstelle ansammle und hier eine Steigerung des Wachsthums veranlasse. Was die treibende Kraft bei dieser Bewegung sei, vermag sie nicht anzugeben. Ganz im Gegentheil dazu darf man die Ursache der Bewegung der Nährstoffe nur in deren Verbrauch beim Wachsthum in ihrer chemisch-physikalischen Veränderung bei der Ablagerung der Reservestoffe suchen. 2)

---

1) Trécul, l. c.

2) Für die weitere Begründung der obigen Sätze verweise ich auf die betreffenden Arbeiten von Sachs. Ich erlaube mir nur, daraus die folgenden Sätze hervorzuheben. „Versucht man es unter Zuhilfenahme der uns bekannten physiologischen Eigenschaften der Gewebe und Stoffe, sich eine in's Einzelne vordringende Vorstellung von den Ursachen zu bilden, welche im Stande sind, die verschiedenen assimilirten plastischen Stoffe aus einem Organ der Pflanze in ein anderes, oft auf grössere Entfernungen hin zu transportiren, so ist es vor allen Dingen nöthig, das Vorurtheil aufzugeben, als ob ein Universalbildungssaft die Gewebe durchtränke, als ob es nur darauf ankäme, eine flüssige Masse in toto fort zu bewegen, als ob die Bewegung der so überaus verschiedenen Stoffe eine einheitliche, von Einer Ursache für alle bedingte wäre u. s. w." Handbuch p. 391, vergl. auch p. 394, 395. Ferner: Es gilt die Regel „das jede Zelle, welche einen Stoff zersetzt, unlösslich macht, zum Wachsthum verbraucht, auf die gelösten Moleküle dieses Stoffes in der Nachbarschaft wie ein Anziehungscentrum einwirkt; die Moleküle strömen den Verbrauchsorten zu, weil durch den Verbrauch das molekulare Gleichgewicht der Lösung zerstört wird. u. s.w." Lehrbuch, 4 Aufl. p. 683. Vergl. ferner: Sachs, Microchemische Untersuch-

Eine so vollständig widerlegte, veraltete Theorie zur Erklärung der fraglichen Wachsthumserscheinungen benutzen zu wollen, ist schon von vornherein unstatthaft. Wollte man aber, ihre Widerlegung nicht beachtend, dennoch den Versuch machen sie hier anzuwenden, so würde man überall auf Schwierigkeiten stossen, welche immer nur durch weitere Hypothesen zu beseitigen wären. Unter diesen will ich nur eine Thatsache hervorheben, welche mir völlig hinzureichen scheint, ohne weiteres die genannte Annahme zu widerlegen. Die Wundholzschichten, welche auf der oberen Seite einer queren Wunde und auf deren unteren Seite in der allerersten Zeit nach der Verwundung abgelagert werden, haben genau denselben anatomischen Bau, während beide in sehr hohem Maasse vom normalen Holzbau abweichen. Nach der Theorie des absteigenden Saftes häuft sich der Saft oberhalb der Wunde; vom unteren Rand der Wunde fliesst er weg, ohne von neuem Bildungssaft ersetzt zu werden; dennoch sind die Folgen die nämlichen!

Ich komme jetzt dazu, die Veränderungen zu besprechen, welche quere Wunden in den Druckverhältnissen ihrer Umgebung hervorrufen können, um zu untersuchen, ob in diesen möglicher Weise eine Ursache der Wundholzbildung zu finden sei. Die verschiedenen Punkte, in denen das nach der Verwundung zuerst entstehende, also das primäre Wundholz vom normalen Holzbau abweicht, haben, so muss man wenigstens vorläufig annehmen, eben so viele verschiedene Ursachen, welche jede für sich aufgefunden werden müssen. Das Fehlen von Holzfasern, das Fehlen von echten Gefässen, das Vorherrschen des Holzparenchyms, die strangartige Anordnung der gefässähnlich getüpfelten Zellen, endlich die Theilungen der Cambiumzellen durch Querwände, sind Erscheinungen, von denen man im Voraus keineswegs annehmen darf, dass sie auf derselben Ursache beruhen. In den bisherigen Beobachtungen sind sie aber constant zusammen aufgetreten; demzufolge liefern diese noch keine Anhaltspunkte, um specifische Ursachen für sie aufzusuchen. Nur über das Fehlen der Holzfasern lässt sich eine Hypothese aufstellen, welche ihre Berechtigung in einem früher bewiesenen Satze findet. Die Häufigkeit der Holzfasern hängt nämlich von der Grösse des Rindendruckes ab. Je grösser dieser, in radialer Richtung wirkende Druck während der Entstehung einer Holzschicht ist, desto grösser ist die Zahl der Holzfasern in ihr (*Opera* IV, S. 14.).

ungen, Flora 1862 p. 289, und Sachs, Leitung der plastischen Stoffe durch verschiedene Gewebeformen. Flora 1863 p. 33.

Versuchen wir, wie wir diesen Satz zur Aufstellung einer bestimmten Vermuthung über die Ursache des Fehlens der Holzfasern im primären Wundholz verwerthen können.

Die vollkommenste Aufhebung des radialen Druckes bringt die Holzfasern noch bei weitem nicht zum vollständigen Verschwinden. Wenn es also auch erlaubt wäre, für quere Wunden einen irgend bedeutenden Einfluss auf den radialen Druck anzunehmen, so würde uns diese Annahme dennoch nicht helfen.

Ebenso wie Längseinschnitte den radialen Druck vermindern, unter dem das Cambium steht, müssen quere Einschnitte den longitudinalen Druck beeinflussen. Dass im Cambium ein solcher longitudinaler Druck herrscht, ist zwar keineswegs experimentell bewiesen; diese Annahme scheint mir aber in der Turgescenz dieses Gewebes bei dem vollständigen Mangel an Raum zur Ausdehnung in der Längsrichtung eine hinreichende Wahrscheinlichkeit zu finden. Daraus, dass man bei der Aufhebung dieses Druckes durch eine Querwunde keine merkliche Verlängerung des Cambiums wahrnimmt, kann dieser Annahme kein Einwurf erwachsen, da man ohnehin keine bedeutende Dehnbarkeit des Cambiums vermuthen darf. Und in wenig compressiblen Körpern wird ein schon sehr erheblicher Druck kaum eine merkliche Längenänderung bewirken.

Ich komme nun zu folgender Hypothese: *Ein bedeutender longitudinaler Druck im Cambium ist Bedingung für Entstehung von Holzfasern.* Sehen wir zu in wie ferne diese Hypothese im Stande ist das bis jetzt Beobachtete zu erklären, und dadurch bei einer ferneren experimentellen Bearbeitung Aussicht auf Erfolg bietet.

In jedem allseitig gedrückten festen Körper wird die Aufhebung des Druckes in einer Richtung die Spannung in den übrigen Richtungen wenigstens in geringem Maasse vermindern; sie wird letztere aber keineswegs vollständig aufheben können. Demnach folgt aus unserer Hypothese, dass Längswunden (sowohl radiale Einschneidungen als die Ablösung von Rindestreifen) die longitudinale Spannung etwas vermindern müssen, und dass dementsprechend die relative Zahl der Holzfasern abnehmen muss. Dies ist nun nachgewiesenermaassen der Fall und der Satz von dem Einflusse des Rindendruckes auf die Häufigkeit der Holzfasern, ergiebt sich als eine Folge unserer Hypothese.

Der longitudinale Druck im Cambium kann durch eine Querwunde nur auf deren Oberseite und Unterseite bis in einer gewissen Entfernung vermindert werden. Rechts und links neben der

Wunde muss dieser Druck ganz oder doch fast ganz unverändert bleiben. Dem entspricht die Erstreckung des primären Wundholzes.

Die fragliche Spannung wird auf der Oberseite und auf der Unterseite von der Wunde in völlig gleicher Weise verändert; dementsprechend ist der Bau des primären Wundholzes an beiden Stellen derselbe.

Die Lage des Cambiums zwischen Holz und Bast, und die vollständige Befestigung an diese Gewebe macht, dass die Verminderung des Druckes sich nur bis in eine gewisse Entfernung von der Wunde erstrecken kann. Auf der Grenze dieser Strecke muss eine Zone liegen, wo der longitudinale Druck eben ausreicht um Holzfasern entstehen zu lassen, wo er als durch geringfügige Ursachen (z. B. Turgescenzänderungen) bald unter diesem Grenzwerth herabsinken, bald wieder darüber aufsteigen kann. Diesen Schwankungen entsprechend werden hier die Holzfasern nicht fehlen, aber doch auch nicht in der normalen relativen Häufigkeit vorkommen können. Eine solche Uebergangszone wird auf der Grenze des Wundholzes thatsächlich beobachtet.

Schliesslich werfen wir noch einen Blick auf das erste Auftreten der Holzfasern im Callusholz und auf der Aussenseite des primären Wundholzes, also mit einem Wort im secundären Wundholz. Dieses Auftreten findet nicht statt, bevor nicht durch das Wachsthum eine erhebliche Gewebespannung eingetreten ist. Dieser Satz leuchtet sofort ein, wenn man bedenkt, dass Holzfasern sich erst bilden, nachdem der Callus oder das der Wundfläche am nächsten liegende Gewebe sich durch eine Korkschicht gegen die Aussenwelt abgeschlossen hat.

Die aufgestellte Hypothese ist also mit allen bisherigen Erfahrungen völlig im Einklang. Auch lassen sich mehrere Thatsachen aufführen, welche dafür sprechen, dass sie auch für andere Fälle des cambialen Wachsthums, als für das hier ausschliesslich berücksichtigte Dickenwachsthum der echten Holzpflanzen Geltung habe. Diese hier zu besprechen, würde mich aber zu weit führen, zumal da ich doch später hierauf zurückkommen werde. Auf die im Anfang dieses Abschnittes gestellte Frage, haben wir also wenigstens Eine befriedigende Antwort bekommen. Die Entscheidung über die Richtigkeit der letztbesprochenen Hypothese muss die nächste Aufgabe für fernere Untersuchungen auf diesem Gebiet bilden, und behalte ich mir eine Veröffentlichung darüber für eine spätere Arbeit vor.

Erklärung der Figuren.

Die Umrisse der Zellen sind in den Figuren 1—13, und 18 genau mit der *Camera lucida* aufgenommen, und unter steter Vergleichung des Praeparates ausgearbeitet. In allen Figuren sind die Gefässe und die Gefässzellen durch dicke dunkle Umrisse hervorgehoben; in den Längsschnitten sind sie dazu punktirt. Ferner sind die Holzfasern mit doppelten Umrissen, und das Holzparenchym und die Markstrahlen mit einfachen feinen Umrissen angegeben. Nur in den Längsschnitten Fig. : 15, 16, 17 sind die doppelten Umrisse in den Holzfasern weggelassen.

In allen Figuren bedeutet:

RG : Runde, weite Gefässe.
KG : Kleine runde Gefässe.
EG : Enge Gefässzellen.
Hp. : Holzparenchym.
r. : Ersatzfasern.
l. : Libriformfasern.
hf. : Holzfasern.
M. : Markstrahlen.
c. : Cambium.

Tafel I.

Caragana arborescens. Primäres Wundholz oberhalb einer am 23 April 1873 gemachten ringförmigen Entrindung.

Fig. 1. Querschnitt durch die oberste Abtheilung der langzelligen Zone des Wundholzes. a Jahresringgrenze 1872|73; c Cambiumgrenze; b Grenze des vor und des nach dem Anfang des Versuchs gebildeten Holzes. Das Wundholz (b-c) besteht aus abwechselnden tangentialen Binden von Holzfasern (l) und von Holzparenchym (Hp); die Gefässe und Gefässzellen bilden unregelmässige Gruppen, welche stärker entwickelt sind als im normalen Holz. $\frac{250}{1}$.

Fig. 2. Querschnitt durch die unterste Abtheilung der oberen (langzelligen) Zone des Wundholzes. a′—a‴ Grenzen der Jahresringe; a, b und c wie oben. Die Jahresringe 1870 (a′—a″) 1871 und 1872 (a‴—a), sowie der Anfang von 1873 (a bis b) zeigen den Bau des normalen Holzes; b—c ist das Wundholz, dem hier die Holzfasern und die weiten Gefässe fehlen. Die Figur ist halbschematisch gezeichnet, nur die Gefässe und Gefässzellen sind eingetragen; die weissen Felder im normalen Holz sind Libriform-

felder, die im Wundholz weissgelassenen Strecken sind ganz aus Holzparenchym (Hp + r) gebildet. $\frac{66}{1}$.

Fig. 3. Querschnitt in gleicher Höhe wie Fig. 2; a, b, c wie oben. $\frac{250}{1}$.

Fig. 4. Tangentialschnitt in gleicher Höhe wie Fig. 2. Sämmtliche Elementarorgane haben die Länge von normalen Cambiumzellen; viele sind durch einmalige Quertheilung zu Holzparenchymfasern (Hp.) umgebildet. $\frac{250}{1}$.

Tafel II.

Fig. 4—13. *Caragana arborescens,* Fortsetzung.

Fig. 5. Tangentialschnitt im oberen Theil der unteren kurzzelligen Zone des Wundholzes. Die Elementarorgane meist ungefähr von der halben Länge der normalen Cambiumzellen, da sie aus einmal quergetheilten, meist schon wieder zugespitzten Cambiumzellen entstanden sind. Bei d einzelne Ersatzfasern, welche aus noch ungetheilten Cambiumzellen hervorgegangen sind; bei e eine solche Gefässzelle. $\frac{250}{1}$.

Fig. 6. Tangentialschnitt im mittleren Theil der unteren, kurzzelligen Zone des Wundholzes. Die Elementarorgane haben etwas mehr als ¼ der Länge normaler Cambiumzellen, da sie aus dreimal quer getheilten Cambiumzellen entstanden sind, welche sich aber nach der Theilung zugespitzt haben. Die engen Gefässzellen bilden in der Figur zwei anastomosirende Stränge; die Markstrahlen sind bedeutend grösser als im normalen Holz. $\frac{250}{1}$.

Fig. 7. Tangentialschnitt im unteren Theil der unteren, kurzzelligen Zone des Wundholzes, in der unmittelbaren Nähe der Wunde. Die einzelnen Zellen sind fast ebenso hoch als breit; man sieht deutlich, wie sie aus 3—4 mal quergetheilten Cambiumzellen entstanden sind. Der Schnitt ist aus der innersten Schicht des Wundholzes genommen. $\frac{250}{1}$.

Fig. 8. Tangentialschnitt in gleicher Höhe wie Fig. 7, aber in einer mehr nach aussen gelegenen Schicht des Wundholzes. Die

einzelnen Zellen sind unregelmässig polyedrisch geworden. Ein kleiner Strang enger Gefässzellen ist beiderseits von parenchymatischen Zellen begrenzt. $\frac{250}{1}$.

Fig. 9—12. Tangentialschnitte aus der oberen Zone des Wundholzes, um die Zwischenformen (rl) zwischen Ersatzfasern und Libriformfasern zu zeigen. Fig. 9: kurz zugespitzte Zwischenformen. Fig. 10 und 11: länger zugespitzte Zellen. Fig. 12: Libriformfasern, welche etwa die halbe normale Länge erreicht haben; sie sind 0,2 Mm. lang. $\frac{250}{1}$.

Fig. 13. Tangentialschnitt aus den ersten Anfängen des secundären Wundholzes des nämlichen Zweiges, in der Höhe des obersten Theils der kurzzelligen Zone des Wundholzes geschnitten. Die Zellen sind von der halben normalen Länge. rl: Zwei Ersatzfasern, welche sich an ihren Enden zu Libriformfasern zuspitzen.

Fig. 14. *Castanea vesca.* Tangentialschnitt durch das primäre Wundholz oberhalb einer am 23 Aug. 1873 gemachten Ringelung, den Verlauf der Gefässzellenstränge (EG) zeigend. Sie bilden an der oberen Grenze des Präparates einzelne grössere Gruppen, welche nach unten immer zahlreicher und dünner werden und einen schlängelnden Verlauf zeigen. Da der Verlauf auch auf dem Radialschnitt betrachtet, ein schlängelnder ist, sieht man sie an mehreren Stellen die Ebene des Schnittes verlassen (z. B. bei a); d: Untere Grenze des Ringelungswulstes. $\frac{14}{1}$.

Tafel III.

Fig. 15. *Fraxinus excelsior.* Halbschematischer Radialschnitt durch den Calluswulst am oberen Rande einer am 23 April 1873 gemachten Ringelung. $\alpha\beta\gamma$ Grenze des vor dem Anfang des Versuchs gebildeten Holzes; von β bis weit unterhalb γ durch die Operation entblösst. Die quere Linie bei β gibt genau die Höhe der oberen Grenze der Ringwunde an, wie das Messer in's alte Holz gedrungen ist. c Lange des Cambium; δ Callus. Die Zellen sind in Bezug auf die Grösse der Figur zu gross gezeichnet (etwa $^{17}/_{1}$ statt $^{34}/_{1}$); ihre Zahl ist dadurch eine geringere geworden; doch sind die Gruppen gleichartiger Elementarorgane in ihrer ge-

genseitigen Lage und Ausdehnung möglichst genau wiedergegeben.

Das oberhalb β befindliche Wundholz ist aus quergeheiltem Cambium entstanden; ungefähr bei d ist die Grenze zwischen dem primären und dem secundären Wundholz. Ersteres ist in seiner achsenparallelen Lage nicht vom Callus beeinflusst; die Länge seiner Zellen nimmt von der Wunde (β) bis weit oberhalb α allmählig zu.

Das unterhalb $\beta\delta$ befindliche Wundholz ist aus dem Calluscambium entstanden, dessen Zellen anfangs ebenso hoch als breit sind. Gefässzellenstränge zeigen sich schon rings von Calluszellen umgeben; wegen ihres schlängelnden Verlaufes liegen sie nur auf kurzen Strecken in der Ebene der Zeichnung; nach aussen nehmen sie zu, und gehen der Bildung von Holzfasern überall voran. $\frac{34}{1}$.

Fig. 16. *Viburnum Opulus.* Halbschematischer Radialschnitt durch das kurzzellige Wundholz einer rasch vernarbten Querspalte vom 26 Mai 1872.

Bedeutung der Buchstaben wie in Fig. 15; auch sind wie dort die einzelnen Zellen relativ etwas zu gross, die Gruppen gleichartiger Zellen aber möglichst genau gezeichnet.

Man sieht, dass im primären Wundholz (α d) die Grösse der Zellen beiderseits nach der Wunde (β) allmählig abnimmt. Das secundäre Wundholz fing erst nach Verschluss der Wunde durch Callus an sich zu bilden, und zwar treten in der Calluszone des secundären Wundholzes zuerst schlängelnd verlaufende Gefässzellenstränge (EG) auf. Nach aussen nimmt die Zahl der Holzfasern (hf) rasch, ihre Länge nur langsam zu. $\frac{250}{1}$.

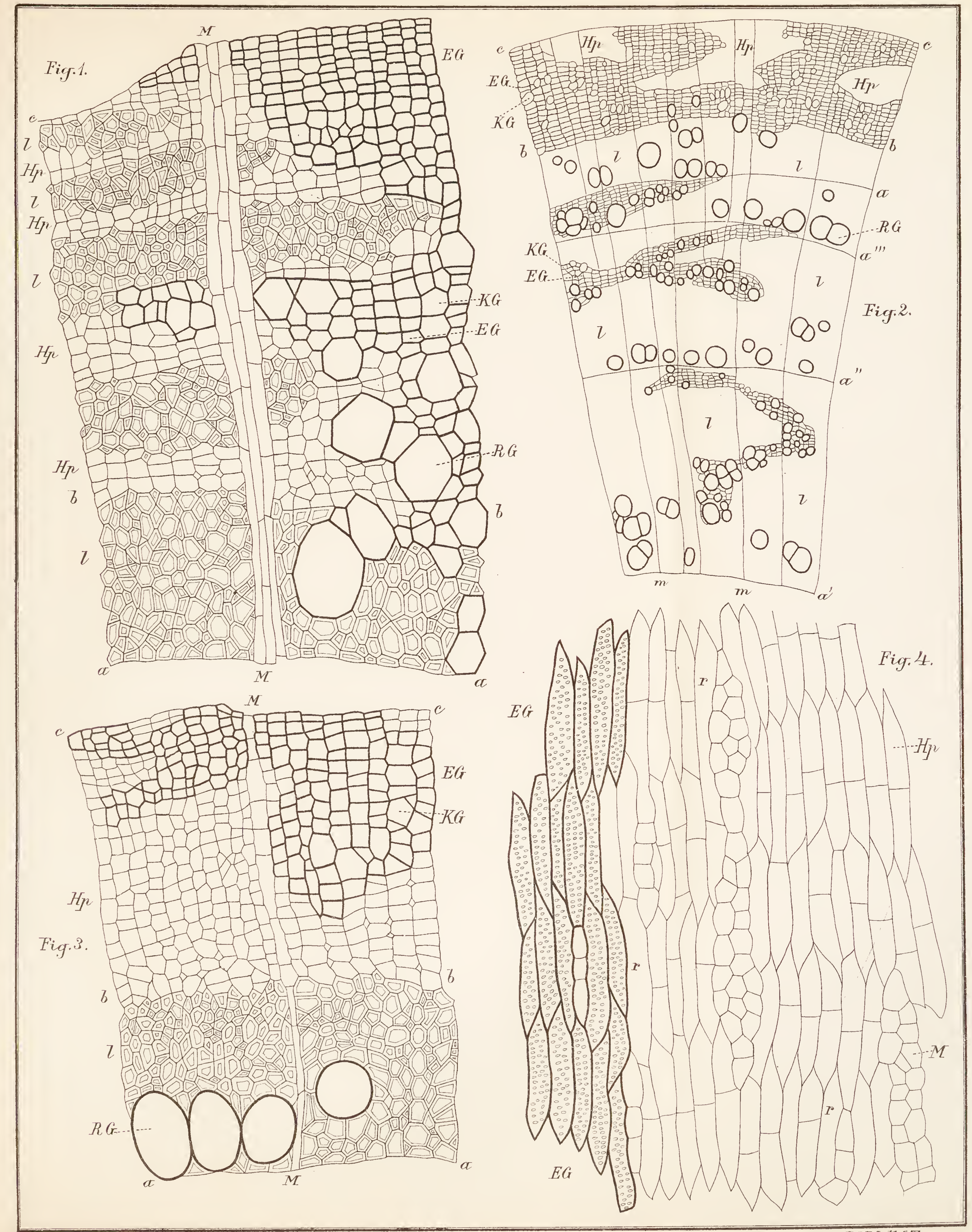
Fig. 16. A. Mittlere Länge einer normalen Holzfaser von *Viburnum Opulus* bei gleicher Vergrösserung. Die Vergleichung der in Fig. 16 ungefähr einmal zu gross gezeichneten Zellen mit dieser Linie gibt eine Vorstellung von der Kurzzelligkeit der Wundholzbildungen.

Fig. 17. *Castanea vesca.* Halbschematischer Tangentialschnitt durch das Wundholz auf der oberen Seite des Endes einer klaffenden Querwunde. Die Gefässzellenstränge (EG) biegen sich seitlich nach dem Ende der Wunde hin (b). Einer (d) hat sich bei α um dieses Ende herum entwickelt und sich mit den auf der Unter-

seite befindlichen verbunden. Ihm folgt nach aussen Holzfasergewebe (hf), während Querschnitte lehrten, dass auf der Aussenseite der übrigen, unten blind endigenden Gefässzellenstränge (z. B. b) sich keine Holzfasern bildeten. $\frac{80}{1}$.

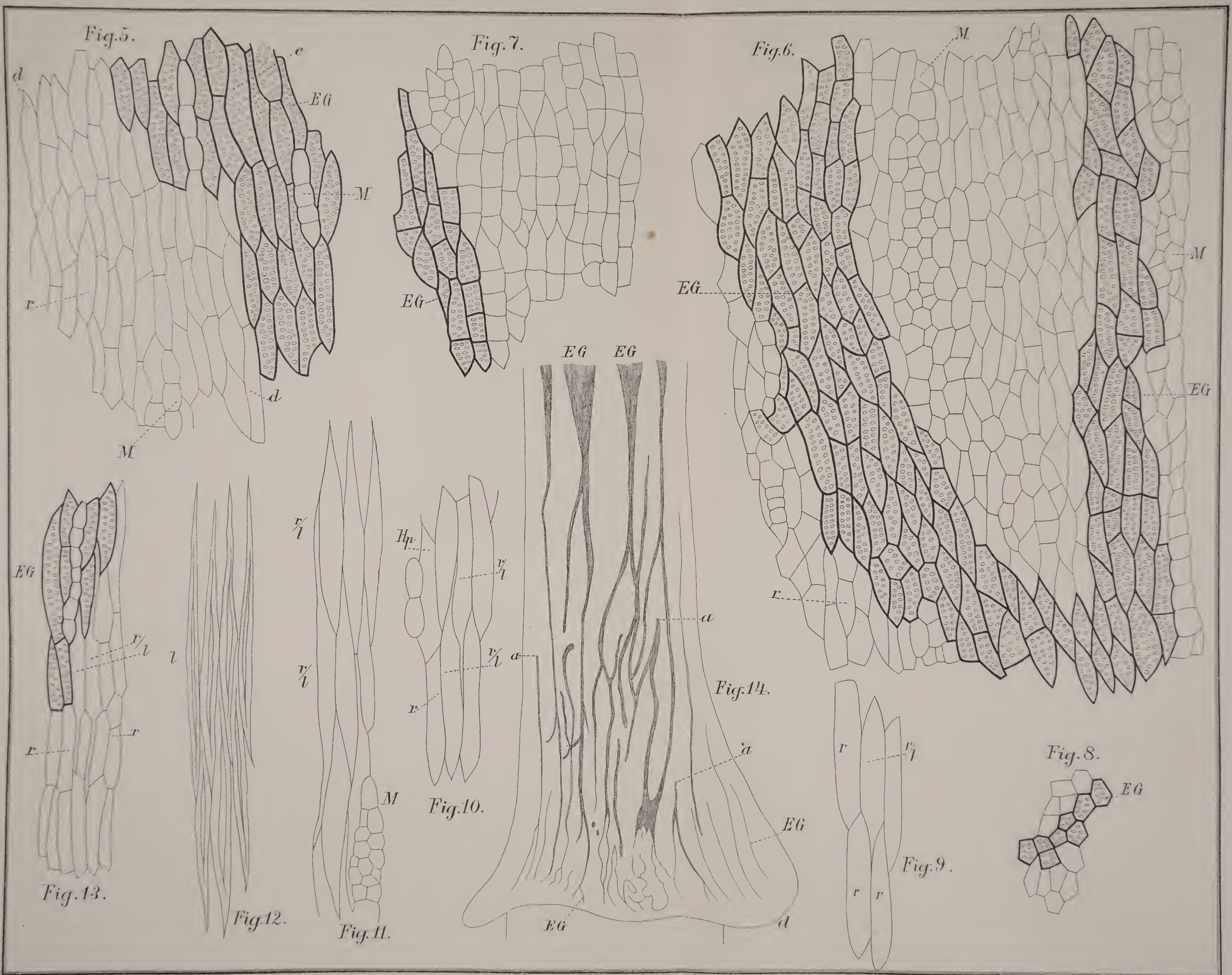
Fig. 18. *Salix aurita.* Querschnitt durch das Wundholz eines am 26 Mai 1872 gemachten schiefen Längsschnittes. a Grenze der Jahresringe 1871|72; bd Grenze des vor und des nach dem Anfang des Versuchs abgelagerten Holzes. Während das normale Holz nur spärliches Holzparenchym hat, tritt hier gleich nach der Operation eine tangentiale Binde von Holzparenchym und engen Gefässzellen auf; diese erstreckt sich bis b'd', wo (nach der Vernarbung der Wunde) die Bildung von normalem Holz wieder anfing. Mit abnehmender Entfernung von der Wunde von bb' nach dd' nimmt das Wundholz an Breite ab. $\frac{70}{1}$.

(Flora, oder Allgemeine Botanische Zeitung 1876, No. 1, S. 2.)



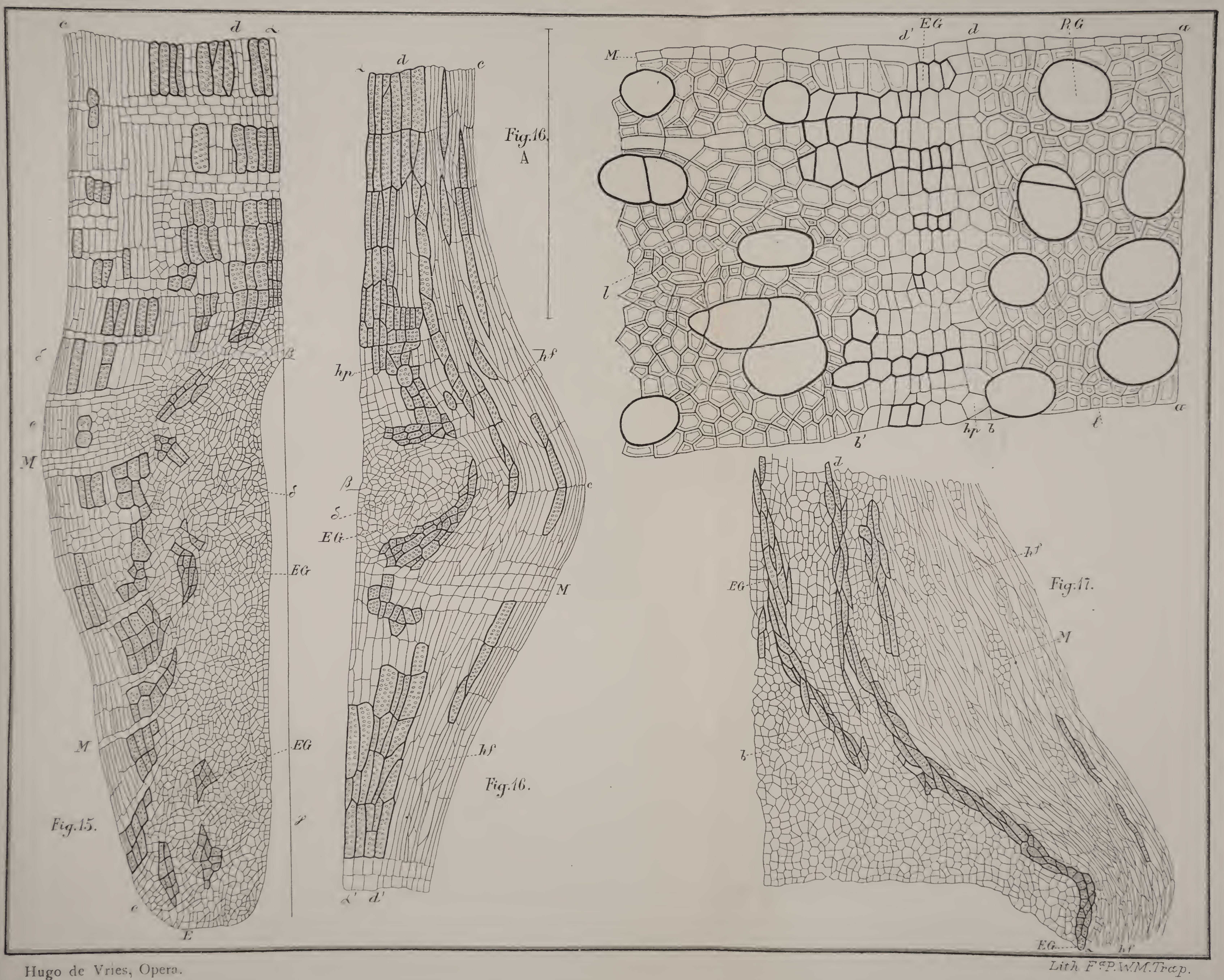
Lith. F.a P. W. M. Trap.





Lith. F. P. W. M. Trap.





Lith. Fᵉᵖ P.W.M. Trap.



UEBER DAS WELKEN ABGESCHNITTENER SPROSSE.

Es ist eine bekannte, im Pflanzenreich ziemlich weit verbreitete Erscheinung, dass grossblättrige Sprosse, deren Holzkörper noch nicht hinreichend entwickelt, deren Transspiration aber sehr beträchtlich ist, nach einiger Zeit anfangen zu welken, wenn man sie frisch von der Pflanze abgeschnitten und in Wasser gestellt hat. Um sie wieder frisch zu machen, genügt es, das Wasser nicht durch einfache Saugung aufnehmen zu lassen, sondern es mittelst Druck in die Pflanze hinein zu pressen. Sachs, der diesen Versuch zuerst machte, fand, dass in vielen Fällen ein Quecksilberdruck von 8—10 Cm. hinreichend war, die welken Sprosse innerhalb 10 Minuten bis einer halben Stunde wieder turgescent zu machen. 1) Bei einer späteren Ausdehnung dieser Untersuchungen fand er, dass die durch Druck wieder frisch gemachten Sprosse auch dann noch turgescent bleiben, wenn durch den Verbrauch des Wassers im Apparat für die Verdunstung der Blätter das Quecksilber in dem offenen Rohre sich so gesenkt hat, dass es um 8 bis 10 Cm., oder auch mehr, tiefer steht als in dem durch die Pflanze geschlossenen Rohre; m. a. W., dass die durch Druck wieder turgescent gewordenen Sprosse später auch bei negativem Druck frisch bleiben können (so bei *Helianthus annuus, Nicotiana.* u. v. A.)

Ferner fand er, dass der Wurzelstumpf solcher Pflanzen, wenn man sie während der Verdunstung durchschneidet, in den ersten Stunden Wasser einsaugt, und erst später anfängt, Saft ausfliessen zu lassen, dass aber die Menge des ausgeschiedenen Saftes immer geringer, oft viel geringer ist als die Menge des, während derselben Zeit vom abgeschnittenen und in Wasser gestellten Gipfel aufgenommenen Wassers, ungeachtet dieser oft sehr stark welkt, also weniger aufnimmt, als er im gesunden Zustande aufnehmen würde.

Im Anfang des Sommers 1871 theilte Herr Professor Sachs mir diese Beobachtungen mit, und forderte mich auf, die bei diesen Untersuchungen noch unbekannt gebliebene Ursache des Welkens

---

1) Sachs, Lehrbuch d. Botanik 2. Auflage S. 575.

solcher Sprossgipfel zu erforschen. Herr Professor Sachs hatte die Güte, mir die Veröffentlichung der von ihm gemachten Versuche, woraus er obigen Schluss ableitete, an dieser Stelle zu erlauben. Da sie den Ausgangspunkt für meine eigenen Untersuchungen über die genannte Frage bilden, schicke ich sie der Mittheilung dieser voran.

I. *Versuch. Tithonia tagetiflora.*

Eine im Topf im Freien erwachsene, kräftige Pflanze mit blühendem Terminalkopfe, zahlreichen Blättern und kleinblättrigen Achselknospen wurde am 15 Aug. 1870 Abends 4 Uhr nach einem sonnigen Tage in's Zimmer genommen und der Stengel 7 Cm. über der Erde durchschnitten. Auf den Wurzelstumpf wurde ein Glasrohr aufgesetzt, und in dieses 20 Cm. hoch Wasser gegossen. In den ersten 40 Minuten sog der Wurzelstumpf aus dem Rohr 1,1 CC., und bis zum 16 Aug 8 Uhr früh noch 1,3 CC., dann fing er an Wasser auszuscheiden. Jetzt wurde ein neues Ausflussrohr aufgesetzt, in dem der Druck auf die Schnittfläche constant = 0 war. Seit der Zeit schied der Wurzelstumpf mehrere Tage hindurch Wasser ab, und zwar in den ersten 24 Stunden 4,0 CC., in den drei folgenden Tagen je 2,0—2,6 CC. (Temperatur der Erde im Topf 16,2°—21,4° C.)

Der Gipfel wurde sogleich nach dem Abschneiden mittelst eines doppelt durchbohrten Kautschuckpfropfes auf einen mit Wasser gefüllten Cylinder gesetzt; durch das zweite Loch wurde ein Wasser-Manometer angebracht, um die Saugung abzulesen. In den ersten 40 Minuten, also in der Zeit, wo der Stumpf 1,1 CC. aufsog, sog der Gipfel 2,7 CC. Wasser, er begann sofort zu welken. Am 16 August, 8 Uhr früh, war der Gipfel ganz welk, alle Blätter und Zweige hingen herab, er hatte 40 CC. gesogen. Um 9 Uhr 20 Min. wurde der Gipfel in ein U-förmiges Rohr gesetzt, und das Wasser unter 20 Cm. Quecksilberdruck hineingepresst. Nach etwa 5½ Stunden war der Hauptstamm wieder straff, die Blüthe aufgerichtet, die Blätter aber noch welk. Es waren 25 CC. gesogen, und dadurch das Quecksilber in beiden Schenkeln des Rohres auf ein gleiches Niveau gekommen. Jetzt wurde neues Wasser eingefüllt, und wieder unter einen Druck von 20 Cm. Quecksilber versetzt. In weiteren 17 Stunden hatte der Gipfel fast alles Wasser, nämlich 48 CC. aufgesogen, und dabei das Quecksilber auf 19 Cm. Höhe hinaufgehoben. Dabei waren der Hauptstamm und die Blüthe frisch geblieben; die Blätter aber noch welk. Die Lufttem-

peratur während dieses Versuchs war ziemlich constant 2°—22° C.

II. *Versuch. Nicotiana latissima.*

Kräftige, im Topf im Freien erwachsene blühende Pflanze mit 10 grossen Blättern. Am 10 Aug. 1870 um 7 Uhr Abends wurde der Stamm oderhalb des zweitunteren Blattes durchschnitten, und der Gipfel mit acht Blättern in Wasser gestellt; der Stumpf wurde, nach Wegnahme der Blätter und Verschmierung der Narben mit Maskenlack, mit einem Abflussrohr versehen, in welchem der Druck auf die Schnittfläche = 0 war. Die Pflanze hatte die beiden letzten Tage während starken Regens draussen gestanden; dennoch sog der Stumpf ein wenig Wasser ein (etwa 0,5 CC.). Die folgende Tabelle enthält die vom Wurzelstumpf abgeschiedenen Saftmengen, und die in gleichen Zeiträumen vom Gipfel aufgesogenen Wassermengen.

Tag 1870.	Stunde.	Temperatur °C.		Pro Stunde berechnete		Bemerkungen.
		Erde.	Luft.	Ausflussmenge in C.C.	Saugung des Gipfels in CC.	
10. Aug.	7 Ab.					Anfang.
11. Aug.	8 Früh	18.9	19.5	0.03	3.0	Meist Regen, Luft feucht.
	10.15	19.2	20.2	0.15	4.4	
	12.30	19.6	20.7	0.15	3.6	
	4.5	20.6	21.9	0.24	4.8	
	5.10	—	—	0.13	—	
12. Aug.	8 Fr.	19.2	20.5	0.10	2.6	Meist Regen, Luft feucht.
	10.0	—	—	0.30	2.5	
	12.0	—	—	0.30	5.0	
	3.30	—	—	0.31	2.2	
	5.0	21.1	21.7	0.10	3.3	
13. Aug.	7.30	19.4	20.5	0.13	0.82	13. Aug. Heiteres Wetter.
	9.30	—	—	0.30	1.5	
	11.30	20.4	22.4	0.27	1.0	Am Gipfel das unterste Blatt welk und verdorben.
	4.45	21.2	22.1	0.20	1.6	
	5.45	21.2	22.1	0.10	1.0	
14. Aug.	8.30	19.1	20.7	0.10	0.72	Das zweituntere Blatt welk, alle Blätter etwas schlaff.
	10.30	19.9	21.6	0.25	0.5	
	12.0	20.4	22.2	0.20	1.4	
	3.30	21.2	22.5	0.20	0.6	Neu gegossen.
	4.45	21.2	21.7	0.12	0.6	
15. Aug.	8 Fr.	19.6	20.6	0.11	0.84	Alle Blätter deutlich welk, die beiden unteren verdorben.
	10.0	20.1	22.6	0.2	1.0	
	2.15	21.5	22.6	0.21	—	
				15.7 CC.	200 CC.	Summe für die ganze Zeit berechnet.

III. *Versuch. Cucurbita Pepo.*

An einer im Topf erwachsenen, nicht starken Pflanze wurde 25. Juli 1869 Abends um 4 Uhr der Stengel in einiger Entfernung oberhalb der Erde durchschnitten, der Gipfel in Wasser gestellt und auf den Wurzelstumpf ein Ausflussrohr aufgesetzt. Anfangs wurden Luftblasen abgeschieden, seit 26. Juli 12 Uhr aber nicht mehr. Von da bis 28. Juli 8 Uhr früh, wurden 11,4 CC. Saft ausgeschieden, bei einer Temperatur der Erde im Topfe von 20,8—23,4° C.

Der abgeschnittene Gipfeltheil mit 13 ausgewachsenen Blättern hat von dem Augenblick des Abschneidens ab, in den ersten 7½ Stunden nur 6 CC. gesogen, und war dabei sehr stark gewelkt. Bis zum 28. Juli 8 Uhr früh blieb der Gipfel welk und sog dennoch 14 CC. auf. (Lufttemperatur 21,8—23,4° C.) Obgleich der Gipfel also fortwährend sehr welk war, sog er doch mehr Wasser auf, als vom Wurzelstumpf in der gleichen Zeit abgeschieden wurde.

IV. *Versuch. Helianthus annuus.*

Ein im Topfe erwachsenes Exemplar wurde am 26. Juli um 10 Uhr früh in einiger Entfernung über der Erde durchschnitten, der Gipfel in Wasser gestellt und auf den Wurzelstumpf ein Rohr gesetzt. Nach 6¼ Stunden war im Rohr das Wasser um 2,1 CC. vermehrt; der Gipfel hatte aber 9,5 CC. Wasser aufgesogen; dabei waren die Blätter gewelkt. Temperatur der Erde 20—22° C.; der Luft 18° C.

V. *Versuch. Helianthus annuus.*

Eine ähnliche Pflanze wurde in gleicher Weise behandelt:

Ausscheidung des Wurzelstumpfes in 4 Stunden bei 20° C. Bodentemperatur = 0,5 CC.

Aufsaugung des Gipfels in 4 Stunden bei 15° C. Lufttemperatur = 1,2 CC.

Dabei welkte der Gipfel ein wenig. (30. Juni 1869).

Die hier in Betracht kommenden Pflanzen, deren abgeschnittene und in Wasser gestellte Gipfel und Sprosse, bei normaler Verdunstung, bald zu welken anfangen, verhalten sich also in Bezug auf den Druck des Wassers im Innern der lebendigen Pflanze genau so, wie die übrigen Pflanzen: Während kräftiger Verdunstung herrscht in sämmtlichen Theilen der Pflanze bis in die Wurzel hinein ein negativer Druck, und erst einige Zeit nachdem durch

das Abschneiden des Stengels die Verdunstung aufgehört hat, kann sich der positive, von den Wurzeln ausgehende Druck an Schnittflächen bemerklich machen. Die in Wasser gewelkten Sprossgipfel dieser Pflanzen können zwar durch positiven Druck wieder frisch gemacht werden; einmal wieder frisch geworden, brauchen sie aber, um turgescent zu bleiben, des positiven Druckes ebensowenig, wie die unverletzte Pflanze.

Beim Abschneiden von dem Wurzelsystem oder von dem Hauptstamme erfahren solche Sprossgipfel also eine Veränderung, deren Folge das Welken ist, und welche durch einen kurze Zeit dauernden, positiven Druck beseitigt werden kann. Aufgabe der folgenden Untersuchungen war es nun die Natur dieser Veränderung zu erforschen.

Meine Versuche wurden alle mit *Helianthus tuberosus* gemacht; viele aber nachträglich mit anderen Arten wiederholt, um über die Allgemeinheit ihrer Resultate ein Urtheil zu gewinnen. Wo keine Art genannt wird, ist immer *H. tuberosus* gemeint. Um mich im Folgenden kurz und deutlich ausdrücken zu können, will ich die Erscheinung des Welkens bei den abgeschnittenen Sprossen von *Helianthus tuberosus* etwas näher beschreiben. Schneidet man im Hochsommer einen etwa 20 Cm. langen Gipfel eines Sprosses in der Luft ab, und stellt ihn dann mit der Schnittfläche in Wasser, so fangen schon in einigen Minuten die jüngsten entfalteten Blätter an zu welken. Ihnen folgen die nächstälteren und die ältesten Blätter, während die Endknospe mit allen ihren noch ganz oder fast ganz der Achse parallelen Blättern frisch bleibt; die äussersten Blätter dieser Knospe sind bis 10 Cm. lang, bisweilen sogar etwas länger. Später fängt auch die Endknospe an zu welken, dann erschlafft der Gipfel des Stengels unter ihr, und wenn etwa 5—10 Cm. von diesem ganz schlaff geworden sind, hört das weitere Erschlaffen und Zusammenfallen auf, und tritt durch weiteren Wasserverlust Vertrocknung ein. Nicht selten ist dieses letzte Stadium des Welkens schon innerhalb einer bis zweier Stunden erreicht.

Die Stelle, wo man den Schnitt führt, mit anderen Worten, das Alter des Sprosses an der durchschnittenen Stelle, hat einen grossen Einfluss auf die Geschwindigkeit des Welkens. Abgeschnittene Sprosse von 2 Meter Länge und mehr, sah ich gewöhnlich, nachdem sie mit der Schnittfläche in Wasser gestellt waren, mehrere Tage hindurch frisch bleiben. Schnitt ich Sprosse in einer Entfernung von 40—60 Cm. von der Spitze ab, und stellte ich sie

ebenso in Wasser, so blieben sie mehrere Stunden hindurch frisch, ehe sie anfingen zu welken; während bei einer Länge des abgeschnittenen Gipfels von 10—20 Cm. das Welken gleich nach dem Einsetzen in das Wasser anfängt. Schneidet man zu kleine Sprossenden ab, so besitzen diese keine hinreichende Anzahl von Blättern, um durch ihre Verdunstung das Welken herbei zu führen.

Um die Erscheinung des Welkens beobachten zu können, muss man also weder zu kleine, noch zu grosse Sprossgipfel abschneiden, sondern den Schnitt an einer kräftig wachsenden, noch nicht verholzten Stelle führen und auch für eine genügende Anzahl Blätter an dem Sprossgipfel sorgen. In den folgenden Versuchen ist diesen beiden Bedingungen immer genügt, wenn nicht das Gegentheil angegeben wird. Der Grad der Verholzung hängt zwar hauptsächlich von dem Alter der betrachteten Stelle, aber auch von anderen Umständen ab, und wird also nicht immer einfach durch die Entfernung von der Spitze des Sprosses gemessen. Ganz verholzte Stengel zeigen die hier betrachtete Erscheinung nicht mehr.

Bei Sprossenden von *Helianthus tuberosus*, deren Länge ungefähr 30 Cm. war, gelang es mir in vielen Versuchen niemals, das Welken dadurch zum Aufhören zu bringen, dass ich das Wasser mittelst eines Druckes von 10—20 Cm. Quecksilber in den Spross hineinführte. Erst als ich einen Druck von 40—45 Cm. anwandte, gelang es mir einen solchen anfangs welken Sprossgipfel wieder turgescent zu machen. Machte ich aber an einem ähnlichen und gleichaltrigen Sprosse den Schnitt 1,5 Meter unter dem Gipfel, so reichte ein Quecksilberdruck von 20 Cm. vollkommen aus, um die in Wasser nur wenig gewelkte Spitze bald wieder frisch zu machen.

In den von Sachs gemachten und den bisher mitgetheilten Versuchen wurde der Schnitt immer in der Luft gemacht; es fand also immer eine Unterbrechung der Wasserleitung im Stengel statt. Um den Einfluss dieses Umstandes zu untersuchen, bog ich lange Sprosse von Helianthus, ohne sie von der Pflanze zu trennen, und ohne sie zu knicken, so herab, dass eine 20 Cm. von dem Gipfel entfernte Stelle in das Wasser eines untergestellten Gefässes tauchte, der Gipfel aber selbst, sammt allen Blättern, in der Luft blieb. Jetzt schnitt ich mit sehr scharfem Messer den Gipfel unter Wasser ab, so dass die Schnittfläche auch keinen Augenblick mit der Luft in Berührung kam und keine Unterbrechung in der Zuleitung des Wassers stattfand. Diese so von der Pflanze getrennten

Sprossgipfel blieben mehrere Tage hindurch turgescent. Ich habe diesen Versuch mit vielen Sprossen von *Helianthus* wiederholt und immer das nämliche Resultat erhalten, wenn nur bei dem Durchschneiden keine Verletzung des an der Schnittfläche grenzenden Theiles des Stengels (wie z. B. durch Knickung) stattgefunden hatte.

Die Unterbrechung der Wasserleitung während des Abschneidens in der Luft ist also wahrscheinlich die Ursache des Welkens. Es fragt sich deshalb zunächst, wie die Sache sich verhalten wird, wenn der Schnitt in der Luft gemacht wird, während die Wasserströmung in der Pflanze still steht, oder doch eine sehr geringe ist.

Ich bog von grossen Sprossen von *Helianthus*, ohne sie von der Pflanze zu trennen, die Gipfel senkrecht abwärts und tauchte diese mit einer beträchtlichen Anzahl von Blättern unter Wasser. Nach einigen Minuten schnitt ich den Stengel in der Luft durch, tauchte die Schnittfläche nach 10 Secunden unter Wasser, hob die Blätter daraus hervor und trocknete diese ein Wenig ab. So bereitete ich mir vier, je 20 Cm. lange Gipfel vor. Die ersten 24 Stunden nach dem Versuche blieben alle ganz turgescent: später fingen sie an zu welken, und nach abermals 24 Stunden waren sie schon deutlich, wenn auch noch nicht vollkommen welk. Ich wiederholte den Versuch mit vier andern, gleichlangen Sprossgipfeln, welche ich aber vor dem Abschneiden 1½ Stunde im Wasser untergetaucht liess, damit sie ihre volle Turgescenz annähmen, und so die Strömung des Wassers im Stengel noch mehr reducirt werden würde; die in der Luft befindlichen Blätter dieser Sprosse schnitt ich vor Anfang des Versuches alle ab. Hier war das Welken noch langsamer: nach 48 Stunden hatten drei Exemplare je nur ein welkes Blatt (das vierte Exemplar war schon ganz welk). Noch 24 Stunden später welkten auch diese drei Sprosse, doch war auch jetzt noch in einem die Endknospe frisch, später verwelkte Alles.

Je geringer also die Wasserströmung in dem zu durchschneidenden Stengeltheile, desto langsamer das Welken der Sprosse.

Die Dauer der Berührung der Schittfläche eines in der Luft durchschnittenen Sprosses mit der Luft muss demzufolge bei unverminderter Verdunstung der Blätter einen Einfluss auf die Geschwindigkeit des Welkens haben. Folgender Versuch bestätigt dieses.

Es wurden Sprosse von Helianthus an der Pflanze heruntergebogen und ihre Spitze kurz über einer Wasserfläche in einem starken, nach oben concaven Bogen gebogen. Das Wasser be-

rührte den Stengel nicht. Jetzt wurde der Stengel in der Krümmung mit einem sehr scharfen, trockenen Messer in der Luft durchschnitten; der abgeschnittene Theil schlug vermöge seiner Elasticität augenblicklich in's Wasser hinein. Die Dauer der Berührung der Schnittfläche mit der Luft war vielleicht nur $^1/_{10}$ Secunde. Die vier so vorbereiteten Sprossgipfel, je 10 Cm. lang, blieben während 24 Stunden frisch, nur an einem waren nach dieser Zeit ein Paar welke Blätter. Dann fingen sie langsam an zu welken, nach 12 Stunden hatten sie je 3—5 welke Blätter, noch 48 Stunden später waren alle Blätter welk, die Endknospen aber (mit bis 12 Cm. langen äussersten Blättern) noch ganz frisch.

Ich stellte sechs in der Luft abgeschnittene, je 20 Cm. lange Sprossgipfel sogleich in's Wasser, sie hatten schon hinreichend Holz gebildet, um hierin frisch zu bleiben. Nach 24 Stunden nahm ich sie aus dem Wasser heraus, trocknete ihre Schnittfläche ab und liess drei von ihnen $3/4$ Stunde, die drei anderen $1\frac{1}{2}$ Stunde in der Luft liegen; hier welkten sie, und als sie später wieder in's Wasser gestellt wurden, wurden sie nicht wieder frisch. Dieses zeigt, dass in älteren durchschnittenen Stellen eine längere Zeit der Berührung mit der Luft zum Hervorrufen des Welkens nothwendig ist als in jüngeren.

Hat man einen frischen Spross in Wasser stehen, so darf man weder seine Schnittfläche mit der Luft in Berührung bringen, noch einen neuen Schnitt in der Luft machen, wenn der Spross nicht welken soll. Wohl aber darf man ihn aus dem Wasser herausheben und in ein anderes Wassergefäss stellen, wenn nur ein Tropfen Wasser an der Schnittfläche hängen bleibt. Diesen letzteren Versuch habe ich zahllose Male, auch mit vielen anderen Arten, gemacht, und niemals hat ein Spross demzufolge gewelkt. Ich mache die Querschnitte zu dem Zwecke rechtwinklig auf die Achse des Stengels.

Aus allen diesen Versuchen darf man schliessen, dass eine Unterbrechung der Leitung des Wassers in dem Stengel, während die Blätter Wasser saugen, eine Aenderung im Stengel verursacht, deren sichtbarer Folge das Welken der Blätter und des Sprossgipfels ist. Je jünger die Strecke des Sprosses, wo der Schnitt gemacht wird, je stärker die Saugung der Blätter, und je länger die Dauer der Unterbrechung ist, desto stärker und schneller ist das Welken.

Die Annahme, dass diese Veränderung im Stengel eine Vermin-

derung seiner Leitungsfähigkeit für das Wasser ist, liegt auf der Hand und lässt sich durch folgenden Versuch leicht beweisen.

Zwei Sprossgipfel von *Helianthus* wurden in der Luft abgeschnitten und in Wasser gestellt. Der eine war 40 Cm. lang und hatte 16 Blätter, der andere war 20 Cm. lang und hatte 12 Blätter. Nach kurzer Zeit fingen sie an zu welken, aber langsam. Nach 12 Stunden war der erstere ganz welk, mit einer 7 Cm. langen welken Strecke des Stengels, in dem andern waren die Endknospe und alle Blätter welk. Jetzt entfernte ich die 12 ältesten Blätter des einen und die 6 ältesten Blätter des anderen Sprosses, ohne sonst was zu verändern. Demzufolge wurden sie beide wieder frisch und blieben dann mehrere Tage hindurch turgescent. Das für den Turgor und die Verdunstung von 4 resp. 6 Blättern nöthige Wasser konnte also durch den Stengel geleitet werden, das für alle Blätter nöthige aber nicht. Entfernt man an in der Luft durchschnittenen Sprossen vor dem Welken einige Blätter, so können diese Sprosse ganz frisch bleiben; vertrocknen an einem welkenden Sprosse die älteren Blätter, ehe die Endknospe zu welken anfängt, so kann diese letztere noch lange frisch bleiben.

Die Leitungsfähigkeit wird nicht im ganzen Stengel verändert, sondern nur in einer grösseren oder kleineren Strecke oberhalb der Schnittfläche. Dieses folgt daraus, dass, als ich von in der Luft abgeschnittenen und demzufolge im Wasser welkenden Sprosse eine 5—6 Cm. lange Strecke oberhalb des ersten Schnittes durch einen neuen, jetzt aber unter Wasser geführten Schnitt, entfernte, die Sprosse sich wieder erholten und völlig turgescent wurden. Ich habe diesen Versuch mit Sprossen von 10—20 Cm. Länge und mit solchen von 50 Cm. und mehr mehrfach wiederholt, den neuen Schnitt entweder einige Stunden nach dem ersteren, oder bei nicht sehr raschem Welken bis drei Tage nachher gemacht und immer das nämliche Resultat erhalten. Schnitt ich vor dem Eintreten des Welkens an einem in der Luft abgeschnittenen Sprosse unter Wasser eine 5—6 Cm. lange Strecke weg, so unterblieb das Welken immer. Um nicht mit dieser Strecke Blätter mit zu entfernen und dadurch zugleich eine andere Ursache der Wiederherstellung des Turgors, nämlich die Verminderung der Verdunstung herbeizuführen, entfernte ich in diesen Versuchen die betreffenden Blätter immer vor Anfang des ganzen Versuchs.

Den nämlichen Versuch habe ich mit einer Anzahl von andern Arten wiederholt, indem ich 20 Cm. lange Gipfel grossblättriger Sprosse in der Luft abschnitt, sie nach 30 Secunden in Wasser

setzte, sie anfangen liess zu welken, und als dieses sehr deutlich eingetreten war, unter Wasser eine 5—6 Cm. lange Strecke entfernte. Sie wurden demzufolge alle wieder frisch und blieben dieses mehrere Tage hindurch. Ich untersuchte *Impatiens Roylii, Sambucus nigra, Broussonetia papyrifera, Staphylea pinnata, Xanthium echinatum, Helianthus tracheliifolius, Siegesbeckia cordifolia* u. A.

Ich habe diesen Versuch auch so gemacht, dass ich den neuen Schnitt in der Luft machte, während die sämmtlichen Blätter unter Wasser waren,und schon einige Minuten vorher im Wasser gewesen waren. Tauchte ich dann die neue Schnittfläche nach Entfernung einer Strecke von 5—6 Cm. in's Wasser und hob die Blätter daraus hervor, so erholten sich die Sprosse, diejenigen von *Helianthus tuberosus* fingen aber nach einiger Zeit wieder an zu welken, während die anderer Arten mehrere Tage hindurch frisch blieben. So z. B. *Xanthium echinatum, Siegesbeckia cordifolia.*

Ueber die Grösse der Strecke, welche diese Veränderung erleidet, habe ich nur ein paar Versuche angestellt. Aus dem Vorhergehenden ersieht man, dass sie in den meisten Fällen nicht 5—6 Cm. beträgt. Vier je 15 Cm. lange Sprossgipfel wurden in der Luft abgeschnitten und nach 10 Secunden in Wasser gestellt, wo sie anfingen zu welken. Als sie nach einer Stunde sehr welk waren, wurde unter Wasser eine neue Schnittfläche gemacht, indem nur eine 1 Cm. lange Strecke des Stengels entfernt wurde. Die Sprosse welkten immer weiter. Nach mehreren Stunden wurde nochmals ein neuer Schnitt unter Wasser gemacht, jetzt aber 6 Cm. des Stengels entfernt. Demzufolge erholten sich die Sprosse, innerhalb 6 Stunden waren die Endknospen, innerhalb 24 Stunden die meisten Blätter wieder frisch. Das nämliche Resultat gab mir bei völlig gleicher Untersuchung *Siegesbeckia cordifolia.* Die so turgescent gewordenen Sprosse blieben dieses mehrere Tage hindurch. Es war natürlich auch hier vorher gesorgt, dass bei der Entfernung der unteren Strecke des Stengels keine Blätter mit entfernt werden konnten.

Wahrscheinlich ist die veränderte Strecke desto grösser und ihre Veränderung eine desto stärkere, als das Welken der Blätter rascher und stärker ist.

Die Verminderung der Leitungsfähigkeit, welche nach dem Vorhergehenden bei grossblättrigen Sprossen, deren Holzkörper noch nicht hinreichend entwickelt ist, in einer grösseren oder kleineren Strecke des Stengels oberhalb eines künstlichen Querschnittes ein-

tritt, wenn durch den Schnitt eine Unterbrechung in der Zufuhr des Wassers herbeigeführt wird, während die Blätter und der obere Theil des Sprosses Wasser saugen, kann man sich auf folgende Weise entstanden denken. Durch das Aufhören der Wasserzufuhr verlieren zunächst die vom Schnitt getroffenen Zellen einen Theil ihres Wassers, das von den höher liegenden Zellen aufgesogen und nicht ersetzt wird. Bald verlieren auch die nächsthöheren Zellen, welche das Wasser leiten müssen, aus derselben Ursache von ihrem Wasser. Wird nun der Stengel mit der Schnittfläche in Wasser gestellt, so nehmen diese Zellen zwar wieder Wasser auf, man muss aber annehmen, dass sie unter diesen Umständen ihren Verlust nicht völlig ersetzen können, das heisst, ihren normalen Gehalt an Wasser nicht wieder erreichen können. Nimmt man nun weiter an, dass von dem Wassergehalt dieser Zellen die Geschwindigkeit der Wasserleitung abhängt, so sind diese beiden Annahmen im Stande die Verminderung der Leitungsfähigkeit vorläufig zu erklären.

Ich will jetzt noch einige Versuche mittheilen, welche ich über die Frage gemacht habe, durch welche äusseren Umstände die verminderte Leitungsfähigkeit wieder auf das normale Maass zurückgeführt werden kann.

Erstens ist hier an die schon anfangs erwähnten Versuche von Sachs zu erinnern, aus denen hervorgeht, dass die welken Sprosse nicht nur durch Hineinpressen des Wassers unter Druck wieder frisch werden, dass also die Leitung des Wassers im Stengel unter Druck eine raschere ist, sondern dass dadurch auch die Leitungsfähigkeit des Stengels wieder auf das normale Maass gebracht wird und darauf auch nach dem Aufhören des Druckes bleibt.

Drei je 30 Cm. lange Sprossenden von *Helianthus* wurden in der Luft abgeschnitten und in Wasser gestellt; sie waren innerhalb einer Stunde welk. Nachdem sie noch zwei Stunden weiter gewelkt hatten, wurden sie, ohne Erneuerung ihrer Schnittfläche in Wasser von 35° C. gestellt und blieben hierin einige Stunden bis die frei in der Luft sich ausbreitenden Blätter wieder frisch geworden waren. Die Temperatur des Wassers blieb constant zwischen 35° und 40° C.; ein 10 Cm. langer Theil jedes Stengels ragte in das warme Wasser hinein. Dann wurden sie in kaltes Wasser gesetzt; nach 12 Stunden war ein Exemplar noch ganz frisch, die zwei andern hatten je zwei welke Blätter; noch 12 Stunden später hatten sie alle drei einige welke Blätter. Die Lei-

tungsfähigkeit im erwärmten Theile war also, wenn auch nicht vollkommen wiederhergestellt, so doch bedeutend erhöht worden.

In der Luft abgeschnittene und in Wasser gestellte, 20 Cm. lange Sprossgipfel von *Sambucus nigra* welkten sehr stark binnen einer Stunde; dann stellte ich sie mit dem unteren Ende in Wasser von 35° C., wo sie in einer bis zwei Stunden turgescent wurden. Jetzt in kaltes Wasser gestellt, blieben sie während mehrerer Tage vollkommen frisch. Während des Versuchs wurde die Schnittfläche nicht erneuert.

Drei 12 Cm. lange, in der Luft abgeschnittene und in Wasser gesetzte Sprossenden von *Helianthus* fingen bald an zu welken und wurden nach einer Stunde in welkem Zustand völlig unter Wasser getaucht. Auch die Schnittflächen waren unter Wasser. Als sie innerhalb 10 Minuten frisch geworden waren, wurden die Blätter aus dem Wasser genommen und etwas abgetrocknet; die Schnittflächen blieben im Wasser. Nach einer Stunde waren je 2—3 Blätter welk, nach 4 Stunden nur die Endknospen noch frisch und 12 Stunden später waren auch diese welk. Von andern ähnlichen Exemplaren, an denen aber, nach dem Aufenthalte im Wasser eine neue Schnittfläche in der Luft gemacht war, während die Blätter noch unter Wasser waren, die sonst aber vollkommen gleich behandelt waren, waren nach 16 Stunden noch keine, nach 24 Stunden nur 1—2 Blätter welk. Aehnliche Versuche stellte ich mit demselben Resultate mit 16 Cm. langen Sprossenden von *Xanthium echinatum* an.

Eine grössere Anzahl je 10 Cm. lange Sprossspitzen von *Helianthus* waren in der Luft abgeschnitten und sogleich in Wasser gesetzt, wo sie bald anfingen zu welken. Jetzt wurde eine Glasglocke übergestülpt, wodurch die Verdunstung bald aufhörte und sämmtliche Blätter wieder frisch wurden. Nach 14 Stunden wurde die Glasglocke entfernt; 12 Stunden später waren die meisten Blätter welk, aber die Endknospen noch frisch; später wurden alle Blätter welk, und bald darauf fingen auch einige Endknospen an zu welken.

Wenn diese beiden Versuche zeigen, dass bei gewöhnlicher Temperatur auch unter Umständen, welche der Aufnahme des Wassers im Stengel sehr günstig sind, dennoch die normale Leitungsfähigkeit nicht wieder erreicht wird, so scheinen sie doch Grund für die Vermuthung zu geben, dass eine geringe Vergrösserung der Leitungsfähigkeit stattgefunden hatte, da die Sprossgipfel zum zweiten Male langsamer welkten als zum ersten Male. Für

diese Vermuthung sprechen auch die beiden folgenden Beobachtungen.

Einige 6—12 Cm. lange Sprossenden von *Helianthus* wurden in der Luft abgeschnitten und in Wasser gesetzt, nachdem soviele Blätter entfernt waren, dass an jedem ausser der Endknospe nur die drei jüngsten Blätter blieben. Bald welkten je 1—2 dieser Blätter, nach einigen Stunden erholten sie sich aber wieder und blieben mehrere Tage hindurch frisch.

In der Luft abgeschnittene und in Wasser gestellte, 40 Cm. lange Sprossgipfel von *Sida Napaea* fingen bald an zu welken. Nach mehreren Stunden waren sie, ohne dass die Schnittfläche erneuert worden war, wieder turgescent geworden und blieben mehrere Tage hindurch in diesem Zustande.

Die genauere Erkenntniss der Abhängigkeit der Verminderung der Leitungsfähigkeit von verschiedenen Umständen, und die Entdeckung ihrer wahren Ursache muss späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Nach dem Vorhergehenden darf man aber die Hoffnung hegen, dass das nähere Studium der hier behandelten Erscheinung dazu führen wird, auf die bei der Wasserleitung im Pflanzenkörper stattfindenden Verhältnisse ein neues Licht zu werfen.

November 1871.

Nachtrag.

Nachdem das Manuscript der vorliegenden Abhandlung schon längst dem Herausgeber übergeben worden war, erschien eine Arbeit von Dr. N. J. C. Müller über „Beziehungen zwischen Verdunstung, Gewebespannung und Druck im Inneren der Pflanze" [1]. Da die Thatsache, dass abgeschnittene, in Wasser gestellte Sprosse von *Helianthus annuus* welken und nach Müller's Ansicht nur durch dauernden Druck daran verhindert werden können, eine Hauptstütze der dort vertretenen Ansichten ist, und diese Ansichten überhaupt mit der herrschenden Auffassung im Widerspruch stehen, halte ich es für meine Pflicht die Erörterungen Müller's hier nachträglich zu besprechen.

Auf den beiden ersten Seiten dieser Abhandlung werden einige falsche, theilweise veraltete, theilweise niemals ausgesprochene

1) Botanische Untersuchungen von Dr. N. J. C. Müller 1872 Heft II. S. 21—55.

Ansichten über die Bewegung des Wassers in der Pflanze als die herrschende Auffassung hingestellt. So sollen die Resultate der Hales'schen und Hofmeister'schen Versuche über den Wurzeldruck, welche bei Ausschluss der Verdunstung gemacht wurden, von den früheren Schriftstellern ohne Weiteres auf die verdunstenden Pflanzen übertragen worden sein, ja Müller behauptet sogar, „dass der Hales'sche Druck als Motor genannt wird für die Bewegung der Wassermassen in dem 200 Fuss hohen Baum". Wo Herr Müller in der botanischen Literatur diese Ansichten gefunden hat, ist mir nicht bekannt, da die erforderlichen Literaturangaben für diese Behauptungen fehlen. Eine historische Untersuchung der Frage liegt auch nicht in meiner Absicht, da es vielmehr Herrn Müller's Pflicht wäre, selbst durch eine solche, mit den nöthigen Citaten ausgestattete Behandlung des Thema's das wirkliche Vorhanden- und Verbreitetsein der von ihm als solche angegebenen Ansichten zu beweisen.

Ich halte mich an die letzte, etwa zwei Jahre vor Müller's Arbeit erschienene Darstellung der hierher gehörigen Erscheinungen, welche von Sachs in der zweiten Auflage des Lehrbuchs der Botanik, S. 572—580 gegeben wurde. Die verschiedenen Vorgänge der Wasserbewegung, welche von Müller in seiner Arbeit fortwährend mit einander vermischt und verwirrt werden, sind hier klar und deutlich von einander getrennt und in ihrer Beziehung zu den verschiedenen wirkenden Ursachen dargethan. Sachs unterscheidet (man sehe z. B. S. 577.) 1) „die langsamen Bewegungen des Wassers, wodurch dieses den assimilirenden und den wachsenden Zellen und Gewebemassen zugeführt wird", 2) „die durch Verdunstung angeregte, meist raschere Wasserströmung im Holzkörper" und 3) „den Auftrieb des Wassers aus der Wurzel in den Stamm". Jede dieser drei Arten der Bewegung des Wassers tritt unter Umständen von den Andern gesondert in die Erscheinung, meistens aber wirken sie zu gleicher Zeit in der nämlichen Pflanze, wobei aber die zweite fast ausnahmslos bei weitem die ausgiebigste ist. Die Natur dieser verschiedenen Bewegungen, die Gewebe, in denen sie stattfinden und die zu ihrer Erklärung zu benutzenden physikalischen Erscheinungen werden dargelegt und dadurch eine Einsicht, so weit unsere physikalischen Kenntnisse diese eben erlauben, angebahnt.

Dieser Darstellung gegenüber erscheint nun die Müller'sche Arbeit nicht nur als überflüssig, sondern sogar als ein bedeutender Rückschritt. Für die Bewegungen des Wassers in hohen Bäumen,

sagt Müller (S. 22), könne man sich a priori zwei mögliche Ursachen denken: den Wurzeldruck und die Imbibition. Da nun der Wurzeldruck offenbar nicht für die ganze Erhebung des Wassers ausreicht, meint Müller, dass die Imbibition allein den Wasserverlust deckt. Diese Folgerung wurde aber schon von Hales (siehe Sachs, Handbuch, S. 213.) ausgesprochen. Wenn nun abgeschnittene belaubte Aeste von Bäumen und Sträuchern, in Wasser gestellt, frisch bleiben, reiche bei diesen Arten die Imbibition zur Erklärung der Erscheinung hin. Bei *Helianthus*-Zweigen aber, welche abgeschnitten und in Wasser gestellt welken, reiche die Saugung nicht hin, den Wasserverlust zu decken, es müsse hier also ein Wurzeldruck mitwirken. Diese Ansicht wurde schon von Sachs, l. c. ausgesprochen, die Fortsetzung der von Sachs an jener Stelle beschriebenen Versuche führte diesen aber zu der Ansicht, dass die Folgerung nicht richtig sei; diese fortgesetzten Untersuchungen bildeten, wie im Anfang vorliegenden Aufsatzes hervorgehoben wurde, den Ausgangspunkt für meine eigenen Untersuchungen.

Müller aber, der, ohne Sachs zu citiren, die Folgerung als seine eigene hinstellt, betrachtet sie als richtig und geht bei seinen folgenden Untersuchungen von ihr aus. Merkwürdig ist es dabei zu bemerken, dass Müller's eigene, in seiner Arbeit mitgetheilten Versuche die Unrichtigkeit der Behauptung zeigen: Auf Seite 38 giebt er an, dass ein Blatt von *Helianthus annuus* bei einem von —24 bis —130 Mm. Quecksilber fallenden Drucke während mehrerer Stunden turgescent bleibt; auf S. 44, dass *Helianthus* in normaler Weise lange Zeit unter negativem Druck von bis 100 Mm. Quecksilber verdunstete. Wie stimmen diese Beobachtungen zu dem Seite 24 gezogenen Schlusse: dass ein Wurzeldruck bei solchen saftreichen Krautpflanzen nöthig ist, um das Welken zu vermeiden?

Die angebliche Thatsache, dass das in den Blättern hoher Bäume verdunstende Wasser durch die Imbibition herbeigeschafft werden kann, dass aber niedere Krautpflanzen den Wurzeldruck für eine normale Verdunstung brauchen, sucht nun Müller durch die ganz unbegründete Annahme zu erklären, dass die Verdunstungsgrösse der Blätter hoher Bäume gegenüber der Krautpflanze sehr klein sei. Die von Sachs, l. c. nachgewiesene Beziehung zwischen der Verdunstung und der Entwickelung des Holzes und einige andere Umstände machen es im Gegentheil sehr wahrscheinlich, dass grade bei hohen Bäumen die Verdunstung der Blätter eine sehr

namhafte ist. Auch die von Müller selbst citirte *Paulownia* und andere grossblättrige Bäume, machen diese Annahme Müller's wenigstens sehr unwahrscheinlich.

Es währe aber nutzlos weiter hierauf einzugehen, oder auch eine Kritik der S. 25—27 geführten Discussion über die Möglichkeit einer Messung des bei Krautpflanzen angeblich für normale Verdunstung nöthigen Wurzeldruckes zu liefern, nachdem die im Anfang meiner Arbeit mitgetheilten Versuche von Sachs die Existenz einer kräftigen Saugung frisch decapitirter Wurzelstöcke, also eines negativen Druckes, auch für diese Fälle ausser Zweifel gesetzt haben.

Die von Müller citirten Experimente von Hales und Hofmeister über die bei der Imbibition von Wasser in lebendige Gewebe beobachteten Druckkräfte haben, wie sich aus ihrer Beschreibung leicht ergiebt, keineswegs den höchsten Druck bestimmt, unter denen noch Quellung unter Aufnahme von Wasser stattfinden kann. Sie haben nur gezeigt, dass dieser Druck zwei Atmosphären erreichen oder sogar überschreiten kann. Dass die Kraft der Imbibition wahrscheinlich viel grösser (sogar grösser als 5—6 Atmosphären) sei, wurde von Sachs, l. c. S. 578, hervorgehoben, der darauf hinwies, dass „trockene Stärkekörner sich, wenn sie Wasser von gleicher Temperatur imbibiren, um 2—3° C. erwärmen; (siedendes) Wasser durch einen Druck von 10 Atm. nur um 0,078° C. erwärmt wird. Da nun die Erwärmung durch Imbibition wahrscheinlich auf Verdichtung des Wassers beruht, so erlauben diese Angaben einen Schluss auf die enorme Kraft der Imbibition". Müller, der dieser Stelle ebensowenig wie sonstiger, richtiger Ansichten seiner Vorgänger erwähnt, meint, dass die Imbibitionskräfte „eher 30 als 20, eher 40 als 30 Atmosphären gleichkommen". Ob er dieses aus eigenen oder Anderer Experimenten folgert, bleibt unbekannt, da die Angabe der Quelle fehlt. 1) Wenn nun auch diese Behauptung an sich nicht unwahrscheinlich ist, so nützt sie doch wenig, wenn keine Thatsachen zu ihrer Unterstützung mitgetheilt werden.

Um nicht zu viele Einzelheiten aus Müller's Arbeiten zu besprechen, komme ich gleich zum Schluss dieses Capitels, wo in folgenden zwei Sätzen das Resultat zusammen gefasst wird: (S. 31.)

---

1) Das von Müller in dieser Richtung angestellte Experiment Nr. 19 befindet sich auf S. 52. Leider ist aber nur die Methode des Experiments beschrieben und die Grösse der benutzten Gewichte angegeben; was aber die Folge war, wird nicht mitgetheilt.

„Das Wachsen der Knospen wird also viel eher mit den Quellungserscheinungen und den osmotischen Spannungen der Zellinhalte, wie mit den Wurzeldrucken in Causalzusammenhang stehen. Die Drucke der Zellinhalte wachsender Zellen auf ihre Wand in der Nähe der Vegetationspunkte werden ganz unabhängig vom Wurzeldruck sein, was für sehr hohe Pflanzen, Bäume nicht erst zu beweisen war". In diesen beiden Sätzen sind wieder die einzelnen, bei Sachs, l. c., richtig von einander getrennten Erscheinungen mit einander verwirrt. Dass das Wachsen der Knospen ohne den Einfluss des Wurzeldrucks vor sich gehen kann, und in gewöhnlichen Fällen ohne diesen vor sich geht, ist Jedem bekannt, und daraus zu folgern, dass durch die Verdunstung immer ein negativer Druck herbeigeführt wird.[1]) Ob aber das Wachsen und die Drucke der Zellinhalte wachsender Zellen auf ihre Wand in der Nähe der Vegetationspunkte vom Wurzeldruck, wenn dieser da ist, unabhängig sind, darüber können nur directe Versuche entscheiden.

Auch die Beschreibung der Bewegung des Wassers im Baum (S. 31—35) ist nur eine unklare Darstellung der Vorgänge im Stamme, welche schon von Sachs, l. c., auseinandergesetzt sind. Die von ihm hervorgehobene bedeutende Leitungsfähigkeit des lebendigen Holzes, gegenüber der geringen Leitungsfähigkeit des todten Holzes wird hier nicht berücksichtigt; die Berücksichtigung dieses Verhältnisses hätte aber zu einer Erklärung der Thatsache führen können, dass abgeschnittene und mit der Schnittfläche in Wasser gestellte Birkenstämme nur 6—8 Tage hindurch frisch bleiben, dann aber welken.

Ueber die Müller'schen Versuche selbst wäre noch Manches zu bemerken, da sie aber fast nur Wiederholungen allgemein bekannter Versuche sind, oder doch keine neuen Thatsachen gebracht haben, unterlasse ich es näher auf sie einzugehen.

Meiner Meinung nach sind also die von Müller besprochenen Thatsachen theils längst bekannt, theils unrichtig und ist seine unklare Darstellung ihres Zusammenhanges bei dem jetzigen Zustande unserer Wissenschaft, zumal nach der vor zwei Jahren von Sachs gelieferten Darlegung als ein entschiedener Rückschritt zu betrachten.

(Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg, Bnd. I, S. 287.)

1) Beispiele wachsender Pflanzentheile, in denen auch ohne starke Verdunstung offenbar kein positiver Druck herrscht, findet man bei Sachs, l.c. S. 577.

OVER HET ALGEMEEN VOORKOMEN VAN CIRCULATIE EN ROTATIE IN DE WEEFSEL-CELLEN DER PLANTEN.

Wanneer men de voorbeelden nagaat die voor de circuleerende en roteerende beweging van het protoplasma in de botanische literatuur worden opgesomd, zoo wordt men getroffen door de omstandigheid, dat deze voor verreweg het grootste gedeelte aan zulke cellen ontleend worden, als niet met andere tot weefsels verbonden zijn. In de myceliën van talrijke fungi, in allerlei lage wieren, in de *Chara's* en *Nitella's* en onder de hoogere planten in de haren, die den stengel, de bladeren of de bloemdeelen bedekken, of wel die de jongste takken der wortels bekleeden, eindelijk in pollencellen, pollenbuizen en in zeer jonge embryonen zijn deze bewegingen algemeen bekend. Daartegenover staan *Vallisneria spiralis*, *Elodea canadensis* en enkele andere voorbeelden van gewassen, in wier bladmoes of stengelweefsel deze bewegingen evenzeer kunnen worden waargenomen.

Welke mag wel de oorzaak van dit verschil zijn? Komen werkelijk deze voortschuivende bewegingen van de weekste deelen der protoplasten bij gene cellen veel algemeener of ten minste veel krachtiger voor, dan bij deze? Reeds de oudere schrijvers wisten, dat deze vraag geenszins kortweg bevestigend mocht worden beantwoord, en dat de opgetelde voorbeelden in het algemeen slechts diegene zijn, waarbij de bewegingen van het protoplasma gemakkelijker waar te nemen zijn, dan bij andere. Von Mohl, die het eerst den eiwitachtigen inhoud der plantencellen als het eigenlijke levende deel, als het primaire waarvan de wand en alle andere deelen slechts producten zijn, erkende, en die daarvoor dan ook den naam protoplasma uitdacht, wees er reeds op, dat men ook in weefselcellen het zoogenaamde „stroomen" van het protoplasma bij zeer talrijke plantensoorten kon zien [1]. Hofmeister, die het eerst een zeer volledig overzicht van de toenmaals bekende voorbeelden van protoplasma-bewegingen gaf, deed opmerken, dat in talrijke gevallen het hyaline, in andere weer het korrelige protoplasma zeer

1) Von Mohl, Bot. Ztg. 1846, blz. 75 en 89.

duidelijk een rangschikking zijner deeltjes tot een netwerk van lijnen en banden vertoont, ofschoon er volstrekt geen beweging te bespeuren is. Zeer waarschijnlijk, zegt Hofmeister, is dit gemis aan beweging echter aan den nadeeligen invloed van het water toe te schrijven, waarin de voorwerpen ten behoeve van het microscopisch onderzoek gebracht werden 1). De eenige, die een systematisch onderzoek naar de algemeenheid dezer bewegingen in weefselcellen in het werk stelde, was Velten. In een opstel in de *Botanische Zeitung* van het jaar 1872, blz. 645—654, leerde hij dat in de cambiumcellen van talrijke gewassen het protoplasma voortdurend van het eene uiteinde naar het andere stroomt, om daar om te keeren, en zoodoende telkens en telkens denzelfden weg af te leggen. Tevens nam hij in verschillende andere weefsels bij meer den ééne plant hetzij rotatie, hetzij circulatie waar. Verder leerde hij in verdunde gomoplossingen een middel kennen, om de schadelijke werking van het water bij het praepareeren tenminste in een aantal gevallen aanzienlijk te verminderen, en zoodoende ook bij zoodanige planten de bewegingen te zien, waar dit aan zijne voorgangers niet gelukt was. Hij beweert dan ook, en m. i. te recht, door zijne proeven het bewijs geleverd te hebben, dat rotatie en circulatie, en al die talrijke tusschenvormen, die deze beide uitersten met elkander verbinden, veel algemeener in het plantenrijk voorkomen, dan men vroeger wel meende.

Voor enkele jaren gaf Klebs een overzicht over den tegenwoordigen stand van onze kennis omtrent de bewegingen van het plantaardig protoplasma. Voor ons doel blijkt uit dit overzicht ten duidelijkste, dat de vraag of het maken van autonome bewegingen een algemeene eigenschap van alle levende plantencellen is, dan wel slechts in een grooter of kleiner aantal gevallen voorkomt, bij het onderzoek ook in de latere jaren niet op den voorgrond heeft gestaan. De inwendige, bij lagere organismen ook uitwendige veranderingen van vorm en rangschikking der samenstellende deelen, die de protoplasten door deze beweging ondergaan, de mechanische oorzaken daarvan, alsmede de invloed van vocht en warmte en van verschillende prikkels daarop, trokken ten allen tijde hoofdzakelijk de aandacht. Vandaar dat Klebs zich van de bovenbedoelde vraag met een algemeene stelling en zonder nader bewijs afmaakt, hij doet opmerken, dat het aantal bekende gevallen bijkans bij ieder nieuw onderzoek is uitgebreid

1) Hofmeister, Die Pflanzenzelle, 1867, blz. 36.
2) Georg Klebs, Biol. Centralblat, 1881, No. 16, 17 en 19.

geworden, en dat men dus wel mag aannemen, dat elke protoplast, tenminste op eenig tijdstip van zijn leven, microscopisch waarneembare bewegingen uitvoeren zal. Doch juist de clausule, die hij in zijn stelling inlascht, bewijst, hoe weinig men nog omtrent hare beteekenis weet.

Ten nauwste hangt hiermede samen de onbekendheid met de physiologische beteekenis dezer bewegingen. Want zoolang men deze niet weet, heeft men natuurlijk geen leiddraad, om voor elk bepaald geval het voorkomen of ontbreken van deze verschijnselen te verwachten. Ook hier heeft men zich met algemeene uitspraken trachten te helpen. Men meende dat de beweging als het ware de eenvoudigste, overal op dezelfde wijze tot stand komende levensuiting zou zijn. Wellicht zou zij geene bijzondere functie zijn, die door bepaalde, voor dat doel aanwezige inrichtingen mogelijk gemaakt werd, maar slechts de zeer krachtige uitdrukking van die innerlijke veranderingen, die zelve onzichtbaar, toch voortdurend het levensproces onderhouden! [1]) Doch de richting, waarin onze kennis omtrent het protoplasma zich in de laatste jaren ontwikkelt, is voor zulk een vage en algemeene opvatting geenszins gunstig. Reeds in een vorig opstel wees ik er op, dat meer en meer de overtuiging ingang vindt, dat elke protoplast een organisme is, dat evenals de planten en de dieren zelve, geheel uit bepaalde organen is opgebouwd. Evenmin als bij deze vindt men volgens de tegenwoordig veld winnende meening ook in de protoplasten geen slijmerige, vage, onbepaalde grondmassa, waarin slechts hier en daar scherp omschreven organen voorkomen. Integendeel, elk deel van den protoplast behoort tot een bepaald orgaan, met een bepaalde functie. Moge ook deze functie in vele gevallen op verre na niet voldoende bekend zijn, dit is geen reden om haar bestaan te ontkennen. Een nauwkeurige beschouwing leert dan ook, dat het geenszins de geheele protoplast is, die de roteerende of circuleerende beweging uitvoert, maar slechts een bepaald en niet zelden scherp omschreven onderdeel. Weliswaar voert dit in vele gevallen andere organen, b.v. de chlorophylkorrels of zelfs de celkern mede, in andere gevallen liggen deze echter weder buiten het beweeglijk gedeelte. Daarentegen neemt de buitenlaag van den protoplast, voor zoover men weet, nooit aan de rotatie of circulatie deel.

In mijn vorig opstel noemde ik het stroomend deel van het protoplasma het orgaan voor het vervoer der plastische stoffen

1) L.c. blz. 577.

door de verschillende deelen van den protoplast. Elders hoop ik de gronden, waarop deze meening rust, uiteen te zetten. Hier wensch ik slechts te wijzen op de beteekenis, die deze voorstelling heeft voor de beantwoording der in den aanvang gedane vraag naar de algemeenheid van actieve protoplasma-bewegingen in weefselcellen. Het is toch duidelijk, dat, zoo de aangegeven betrekking tusschen circulatie en rotatie aan de eene zijde, en de beweging van suiker, eiwit en andere voedingstoffen in de plant aan de andere zijde werkelijk bestaat, de eerstgenoemde bewegingen overal dáár zullen moeten plaats vinden, waar het stoftransport in de plant eene zekere intensiteit bereikt. Geringe verplaatsingen kunnen natuurlijk door diffusie geschieden, grootere echter niet, daartoe is de diffusie een veel te langzaam proces. In de eerste plaats mag men dus verwachten, dat overal in die weefsels, waarin zich volgens de bekende onderzoekingen van Hanstein en Sachs de groote stroom van het organisch voedsel beweegt, d. i. dus in het phloëem der vaatbundels en in het geleidend parenchym, circulatie of rotatie van het protoplasma zoolang zal kunnen worden aangetroffen, als de voedselstroom voortgaat zich door hen te bewegen. Deze weefsels kan men de hoofdbanen van het organische voedsel noemen, overal echter waar cellen groeien, hare wanden verdikken, bepaalde stoffen afzonderen of wel voedsel in zich ophoopen, moet natuurlijk een, zij het ook zijdelingsche en locale baan zijn, waarlangs het voedsel voor deze processen naar de cellen stroomt, en ook hier mag men dus m. i. bewegingen van het protoplasma verwachten.

Aan de hand van deze voorstelling heb ik nu de uitgebreide literatuur over de plantaardige protoplasma-bewegingen nog eens nagegaan, en tal van plantensoorten zelf onderzocht. Voor dit laatste koos ik natuurlijk de zoodanige, die reeds op het eerste gezicht een krachtige assimilatie en dus ook een krachtig stoftransport verrieden. De uitkomst van dit tweeledig onderzoek heeft volkomen aan mijne verwachting voldaan, en geleerd, dat werkelijk *overal, waar plastische stoffen vervoerd worden, zichtbare bewegingen van het protoplasma kunnen worden aangetroffen.*

Het bestek van deze voorloopige mededeeling gedoogt niet, al mijne waarnemingen uitvoerig te beschrijven. Ik wensch dus de verkregen uitkomst slechts door eenige voorbeelden toe te lichten. En wel op tweeërlei wijzen; de eerste heeft betrekking op de stelling, dat de cellen van de meest verschillende weefsels roteerend of circuleerend protoplasma bezitten, de andere op het

feit, dat in groote, krachtig assimileerende planten in alle krachtig levende cellen van alle organen deze bewegingen gezien kunnen worden.

Ten opzichte van de eerste stelling ontleen ik aan de waarnemingen van anderen en van mij zelven de volgende voorbeelden.

In het parenchym van stengels en bladstelen vertoont het protoplasma zeer algemeen een structuur, die terstond een stelsel van fijne, netvormig met elkander verbondene, gewoonlijk in het wandstandige protoplasma weggedokene banen laat herkennen. In bijna alle planten, die ik hierop onderzocht, heb ik in deze banen, tenminste in de het minst beschadigde cellen der praeparaten het protoplasma in beweging gezien. Al naar gelang van den vorm der cellen is deze beweging nu eens echte circulatie, dan weer nadert zij meer en meer tot rotatie; soms is zij van deze zelfs ter nauwernood te onderscheiden. Algemeen geldt de regel, dat in lange, smalle cellen het protoplasma meer in steile, of zelfs met de lengte-as evenwijdige banen, in korte steeds daarentegen meer in horizontale of weinig schuine richting stroomt. Steile richtingen vindt men dus het meest in de onmiddellijke nabijheid der vaatbundels, dwarsche meer in merg- en schors-parenchym. Overal worden, behalve fijne korreltjes, chlorophyl- en zetmeelkorrels medegevoerd. Dit laatste is vooral fraai in de zetmeelscheede, waar de zetmeelkorrels samengesteld en betrekkelijk groot plegen te zijn, en zij dus slechts met moeite langs de veel smallere banen van het protoplasma worden voortgeschoven.

Ook de epidermis vertoont circulatie in hare cellen, zeer fraai b.v. in de jonge cellen aan de basis der bladscheede van *Zea Mais*. Velten zag in ongeschonden bladeren van *Crassulaceeën* het protoplasma zich in de epidermiscellen bewegen.

Algemeen komt verder de rotatie in de lange en enge elementen der vaatbundels voor. Velten zag haar in de zeefvaten van *Arundo Donax, Sida Napaea* en *Aesculus Hippocastanum*. Veel gemakkelijker is zij bij talrijke planten in de cambiformcellen, die tusschen de zeefvaten liggen, te zien. Evenzoo in de jonge, nog inhoudrijke houtcellen. In de jonge houtvaten vertoont daarentegen het protoplasma, overeenkomstig met de meerdere wijdte hunner cellen, circulatie, waarbij de levende inhoud niet zelden in een dikken stroom door het midden der cel gaat, om zich langs de wanden in tal van fijne armpjes te verdeelen. Zoo b.v. bij *Ricinus communis*. In het secundaire hout- en schorsweefsel zijn deze bewegingen even gemakkelijk waar te nemen. Velten wees er reeds

op, dat het cambium, zoowel van kruiden, als van heesters en boomen, een voortreffelijk materieel voor de studie der rotatie is, en krachtens mijne eigene waarnemingen kan ik deze uitspraak volkomen bevestigen. In de mergstraalcellen van het hout en van de schors van jonge takjes van *Pinus sylvestris* nam Strasburger (*Das botanische Practicum*, blz. 146) een zeer levendige beweging van het protoplasma waar.

Collenchymcellen en jonge bastvezels behooren volgens mijne waarnemingen evenzeer tot de beste voorbeelden voor de rotatie van het protoplasma. Ook vindt men hier, als de cellen wijd en niet al te lang zijn, niet zelden merkwaardige overgangen tot de circulatie. Monocotylen en Dicotylen, en onder de laatste zoowel kruiden als houtachtige gewassen, boden mij fraaie bewijzen hiervoor aan.

Het tweede der beide hierboven bedoelde gevallen had betrekking tot die waarnemingen, waarbij enkele planten in al hare organen en weefsels onderzocht werden. Ik kies als voorbeelden *Tradescantia rosae* en *Tropaeolum majus*.

De soorten van het geslacht *Tradescantia* behooren sints langen tijd tot de meest gebruikelijke voorbeelden van circuleerend protoplasma. Iedere botanicus heeft dit verschijnsel in de haren van de meeldraden van *T. virginica* gezien. In het parenchym van den stengel kent men eveneens sints langen tijd deze beweging, ofschoon zij hier voor het onderzoek veel moeilijker toegankelijk is dan in de zoo even genoemde haren.

Ik onderzocht nu *Tradescantia rosae*, in Juli en Augustus, en wel in krachtige, ruim 70 cM. hooge, rijk bebladerde, bloeiende exemplaren. Een enkel woord over den anatomischen bouw van den stengel moge hier eene plaats vinden. Op de dwarsche doorsnede onderscheidt men het groote, centrale merg met de vaatbundels, van de schors; beide zijn van elkander door een dunnen ring van zeer lange, stevige vezels afgescheiden. Het merg bestaat overal uit lange, cilindrische cellen, die slechts weinige en kleine chlorophylkorrels bevatten. Hetzelfde geldt van de binnenste laag der schors; de buitenste schorslaag bestaat daarentegen uit breede, overlangsche banden van collenchym, die met smalle banden van groen schors-parenchym afwisselen. Onderzoekt men nu zulk een gedeelte van den stengel op overlangsche doorsneden, dan kan men in alle weefsels het protoplasma in beweging zien. In de smalle houtvezels, in de cambiformcellen van den zeefbundel, in de jonge, nog dunwandige vezels van den zoo even beschreven

vezelring en in het collenchym is deze beweging rotatie; het protoplasma loopt van het eene uiteinde der cellen naar het andere, om langs den tegenovergestelden wand weer terug te keeren en den kringloop te voltooien. Hier en daar, vooral in de vezels, ziet men tusschen de beide helften dier baan schuine, verbindende armpjes, waarin eveneens protoplasma glijdt. In de parenchymcellen van merg en schors, en wat dit laatste betreft, zoowel in de chlorophyl-arme binnenste lagen als in de donkerder groene buitenste cellen ziet men in het wandstandige protoplasma een netwerk van fijne banen, waarin het beweeglijk gedeelte voortschuift. Gewoonlijk neemt het daarbij tal van zeer fijne korreltjes, niet zelden echter ook de grootere, zetmeel- en chlorophylkorrels mede. In tal van cellen stralen deze banen van de celkern als van een gemeenschappelijk middelpunt in alle richtingen uit; in andere gevallen zijn zij in haar loop meer of min onafhankelijk van dit lichaam. Dergelijke bewegingen vertoont ook de inhoud der epidermiscellen.

Deze bewegingen vond ik nu in internodiën van den meest verschillenden ouderdom, te beginnen met de jongste, nog slechts half volwassene, en te eindigen met het alleronderste, dus oudste van den bovenaardschen stam. Ook in de bladscheede en de bladmiddennerf was de bewegingstoestand geheel, zooals ik dien zooeven voor den stengel beschreven heb.

Ik onderzocht nu verder den wortelstok en de wortels. In het najaar, als de stengels tot op den grond toe afsterven, blijven de wortelstokken met de daaraan bevestigde knoppen en met de wortels over, om in het volgend voorjaar opnieuw uit te loopen. In hun weefsel vindt men het daartoe vereischte voedsel voornamelijk in den vorm van zetmeel afgezet. In de maanden Juli en Augustus is de productie van dit zetmeel, of liever het omzetten van het organische voedsel, dat uit de bladeren door den stengel naar de onderaardsche deelen stroomt, in zetmeel, in vollen gang. De organen der zetmeelvorming, de amyloplasten, ziet men in de parenchymcellen in grooten getale, zij zijn vrij groot en gemakkelijk te herkennen, en elk reeds van een kleiner of grooter zetmeelkorreltje voorzien. De amyloplasten liggen in het wandstandig protoplasma, en zijn onderling door een fijn netwerk van banen verbonden, waarin men het protoplasma in de meeste cellen gemakkelijk in een vrij snelle beweging kan zien. Men krijgt den indruk, alsof door deze beweging de bouwstof voor het zetmeel, de

suiker, van uit de geleidende weefsels en cellen naar alle amyloplasten wordt gevoerd.

In de overige weefsels van den wortelstok en de wortels nam ik dezelfde bewegingen van het protoplasma waar, als in de gelijkvormige cellen van den stengel.

Als tweede voorbeeld koos ik de Oost-Indische kers (*Tropaeolum majus*). Van bloeiende en ten deele reeds vruchtdragende exemplaren van deze sierplant onderzocht ik in Augustus de volgende organen: van den stengel de halfvolwassene, volwassene en alleroudste internodiën, een jongen bloemsteel, een steel eener bloeiende bloem en dien van een bijna rijpe vrucht, een bladsteel en eindelijk den wortel. Overal trof ik in de cambiformcellen, die tusschen de zeefvaten van het phloëem lagen, snelle en duidelijke rotatie van den inhoud aan, terwijl in het parenchym, zoowel in dat van de schors als in het merg, het protoplasma in fijne banen in alle richtingen zich bewoog. In sommige organen onderzocht ik ook de epidermis, en vond daarin circulatie, in sommige ook de jonge bast- en houtvezels met roteerend protoplasma. Overal was dus in deze planten het levenskrachtig protoplasma in beweging.

Overal dus, waar tengevolge van een krachtig assimilatie-proces, groote hoeveelheden organisch voedsel door de verschillende organen der plant naar de plaatsen van verbruik en ophooping worden vervoerd, maakt het protoplasma van alle levende cellen, die aan dit vervoer deel nemen, circuleerende of roteerende bewegingen.

Aan het slot van dit opstel wensch ik nog met enkel woord de methode van onderzoek te beschrijven, die ik bij deze waarnemingen gevolgd heb. Steunende op de ervaring der reeds meermalen genoemde schrijvers, heb ik mijne praeparaten nooit met water in aanraking gebracht. Evenmin gebruikte ik echter, op het voorbeeld van Velten, gomoplossingen, deze voldeden mij bij onderzoek niet en zijn ook moeilijk in voldoende zuiverheid te verkrijgen. Ik verkoos daarom kandij-suiker, en gebruikte deze steeds in eene oplossing van 5%, daar vroegere onderzoekingen mij geleerd hadden, dat zulk eene oplossing met slechts weinig geringere kracht water aantrekt, dan de meeste plantensappen. Het doel toch van het gebruik eener oplossing in plaats van zuiver water is, te voorkomen, dat de cellen in de praeparaten meer water opnemen, dan zij in het normale verband kunnen doen, daar men weet dat zulk een sterkere imbibitie in vele gevallen schadelijk werkt.

Een tweede punt, waarop men bij het maken van doorsneden

voor de waarneming van protoplasma-bewegingen behoort te letten, is de schadelijke werking van het celvocht der doorgesneden cellen op de onverwonde. Er bestaat toch een merkwaardig verschil in weerstandsvermogen tusschen den wand der vacuole en de buitenlaag van het protoplasma. En hoewel dit verschil nog op verre na niet voldoende onderzocht is, kan men toch zeggen dat in vele gevallen een celvocht, dat zoolang het in de vacuole besloten is, natuurlijk onschadelijk voor de cel is, dit niet meer zou zijn, als het van buiten af op denzelfden protoplast konde inwerken. De ervaring leerde mij dan ook, dat praeparaten, in het uitgeperste celvocht van hetzelfde orgaan, in plaats van in suikerwater gelegd, veel minder beweging van het protoplasma vertoonden, en dat deze beweging veel korter tijd duurde, dan bij overigens gelijke, doch in suikerwater bewaarde doorsneden. Ik vermoed, dat bij die soorten, bij welke ik tot nu toe te vergeefs naar bewegingen van het protoplasma zocht, dit dikwerf tenminste grootendeels aan zulk een schadelijken invloed van het celvocht der doorgesneden cellen te wijten was. Want liet ik dan zulke celvochten inwerken op overlangsche doorsneden van den stengel van *Elodea canadensis*, die anders in phloëem en parenchym uiterst fraai en sterk de rotatie van het protoplasma vertoonen, zoo vond ik deze beweging na korter of langer tijd, dikwerf spoedig, aanzienlijk verminderd of geheel opgehouden. Vandaar, dat ik er steeds naar gestreefd heb, dezen schadelijken invloed bij het snijden mijner praeparaten zooveel mogelijk te verzwakken. Allerlei middelen heb ik beproefd om dat te bereiken, doch ten slotte heb ik er mij toe beperkt de cellen op het oogenblik van het snijden, met zooveel mogelijk suikerwater in aanraking te brengen. Ik bracht dit daartoe op object en mes in groote druppels, natuurlijk voor elk praeparaat bij het snijden van beide kanten. Daarop werd de snede afgedroogd en op het voorwerpglas in een grooten druppel versch suikerwater gelegd, die zoo noodig nog eens ververscht werd.

In de laatste plaats verdient opmerking, dat ik mijne praeparaten nooit terstond onderzocht, doch ze steeds vooraf, liefst 1—2 uren, in suikerwater, zonder dekglas, liet liggen. Het is toch bekend, dat door zulk eene rust bewegingen, die tijdens het snijden of kort daarna opgehouden waren, in vele cellen weer plegen terug te keeren.

(Maandblad voor Natuurwetenschappen 1884, No. 6.)

UEBER DIE BEDEUTUNG DER CIRCULATION UND DER ROTATION DES PROTOPLASMA FÜR DEN STOFFTRANSPORT IN DER PFLANZE.

Nach der herrschenden, von Sachs begründeten und entwickelten Ansicht über die Bewegungen der organischen Baustoffe in der Pflanze werden die Diffusionsvorgänge als die allgemeinste Ursache dieser Bewegungen betrachtet. Der Verbrauch jener Stoffe beim Wachsthum und beim Stoffwechsel, sowie deren Anhäufung in besonderen Zellen und Organen regeln die Richtung, in der sie fortgeführt werden, die Bewegung selbst soll aber allgemein eine Diffusionsbewegung sein. Bei der Uebertragung dieses, von Sachs hauptsächlich für benachbarte Zellen ausgearbeiteten Prinzips auf ganze Gewebecomplexe stösst man aber auf eine nicht ohne Weiteres zu beseitigende Schwierigkeit. Die Diffusion ist eine äusserst langsame Bewegung, welche bei Weitem nicht ausreicht, die rasche Fortleitung der plastischen Stoffe in den Pflanzen zu erklären. Aus Graham's berühmten Versuchen berechnete Stephan 1), dass 1 Milligramm Chlornatrium, um sich aus einer 10procentigen Lösung durch Diffusion über die Länge eines Meters in Wasser fortzubewegen, 319 Tage braucht. Dieselbe Quantität Rohrzucker braucht dazu 2 Jahre und 7 Monate; 1 Milligramm Eiweiss sogar 14 Jahre. Dazu bedenke man, dass Chlornatrium zu den am raschesten diffundirenden Salzen gehört, und dass Traubenzucker und viele andere organische Verbindungen annähernd dieselbe Diffusionsgeschwindigkeit besitzen wie der Rohrzucker.

Um sich ohne weitläufige mathematische Berechnungen eine Vorstellung von dieser Thatsache zu bilden, oder sie einem grösseren Zuhörerkreise anschaulich zu machen, kann man in ½ bis 1 Meter lange, einerseits zugeschmolzene Röhren irgend ein gefärbtes Salz in geringer Menge in fester Form bringen, und die Röhre, nachdem man sie vertical gestellt hat, vorsichtig mit reinem Wasser füllen. Ich bereitete mir solche Röhren mit chromsaurem Kali, schwefelsaurem Kupfer und anderen farbigen Sub-

1) Stephan in d. Sitzungsberichten der k. Wiener Akademie. 1879. Bd. 79. II. Abth. S. 214.

stanzen. In der ersten Woche verbreitete sich das erste Salz über etwa 15, das zweite über etwa 5 Cm., später ging das Steigen, bei abnehmender Concentrationsdifferenz, in den successiven Schichten noch bedeutend langsamer. Nach 5 Wochen war die erreichte Höhe nahezu 32 resp. 13 Cm., nach 3 Monaten etwa 50 resp. 20 Cm.

Statt des destillirten Wassers kann man die Röhre auch mit einer dünnen Gallerte füllen. Je nach dem Salze empfehlen sich dazu Gelatine, Kieselsäurehydrat und andere. Enthält die Gallerte nur wenige Procente fester Substanz, so ist die Diffusionsgeschwindigkeit in ihr dieselbe wie im Wasser (Graham). Solche Gallertröhren kann man auch dazu benutzen, um in einfacher Weise zu zeigen, dass die Schwere keinen merklichen Einfluss auf die Diffusionsgeschwindigkeit hat, ein Satz, dessen Kenntniss für das richtige Verständniss der Vorgänge in der lebenden Pflanze häufig nicht ohne Interesse ist. Man bereitet sich zwei Diffusionsröhren in genau gleicher Weise vor, und stellt die eine aufrecht, die andere aber umgekehrt vertical. Bei richtiger Anordnung des Versuches findet die Diffusion in beiden mit derselben Geschwindigkeit statt [1]).

Vergleicht man mit dieser äusserst trägen Bewegung die Ausgiebigkeit des Stofftransportes in der Pflanze, so ist die principielle Differenz beider nicht zu läugnen. In wenigen Wochen wandern durch den Stengel einer Kartoffelpflanze die ganz ansehnlichen Mengen Zucker, welche wir am Ende der Vegetation als Stärke in den zahlreichen Knollen abgelagert finden. Während der kurzen Dauer Einer Sommernacht verschwindet aus einem grossen Blatte von *Helianthus* oder *Cucurbita* sämmtliche darin während des Tages angehäufte Stärke, und geht durch den Blattstiel in den Stamm über, wie Sachs im letzten Hefte seiner „Arbeiten" so klar dargethan hat. Fände die Bewegung nur durch Diffusion statt, so würden im ersteren Beispiel mehrere Jahre, im letzteren wenigstens Monate erforderlich sein, um das namhaft gemachte Resultat zu erreichen.

Dem Begründer der Stoffwanderungslehre konnte diese Schwierigkeit nicht verborgen bleiben. Er suchte sie durch verschiedene Annahmen zu beseitigen. Er wies auf die Mitwirkung von Druck und Stoss bei der Leitung, zumal der eiweissartigen Substanzen,

1) Ueber Diffusionsversuche in Gallerten vergleiche man: Maandblad voor Natuurwetenschappen. II. Reihe. Bd. I. 1884. Nr. 8.

und entwickelte seine Ansicht über die transitorische Stärkebildung in den leitenden Geweben. Ohne Zweifel wird dadurch die Erklärung in bestimmten Fällen bedeutend erleichtert; beseitigt scheint mir die erwähnte Schwierigkeit aber keineswegs.

Sind die Diffusionsvorgänge, wie aus obigen Auseinandersetzungen hervorgeht, mehrere hundert Male zu träge, um die Wanderung der Bildungsstoffe in den Pflanzen zu erklären, so muss letztere offenbar durch eine mechanische Bewegung vermittelt werden. Eine solche Bewegung aber kennen wir nur in den sogenannten Strömungen des Protoplasma, und unsere Erörterung leitet uns also zu der Folgerung, dass der Transport der organischen Baustoffe in den Pflanzen vorwiegend durch die Rotation und die Circulation des Protoplasma vermittelt wird[1]).

Ohne Zweifel gibt es zahlreiche Fälle von Transportbewegungen, welche ihrer Natur nach nur auf kurzen Entfernungen stattfinden, und also wohl durch Diffusion vermittelt werden können; bei der Stoffwanderung über grosse Strecken muss aber die Wirkung der Diffusion völlig in den Hintergrund treten.

Betrachten wir zunächst einen besonderen Fall, in welchem die Bedeutung der Bewegung des Protoplasma für den Stofftransport klar zu Tage tritt. In den Fruchtträgern von *Phycomyces nitens* bewegt sich das Protoplasma von einem Ende bis zum anderen mit einer solchen Geschwindigkeit, dass die ganze Länge des Fruchtträgers von den einzelnen Theilchen des lebendigen Inhaltes in wenigen Stunden durchlaufen wird. In einer Diffusionsröhre erreicht Traubenzucker aus einer 1 procentigen Lösung erst in etwa 14 Tagen eine Höhe von 5 Cm. in gerade nachweisbarer Menge; die Diffusion ist also gar nicht im Stande, durch die langen Fruchtträger die nöthige Menge Zucker aus dem Mycel in das wachsende und sporenbildende Köpfchen hinauf zu schaffen. Die Mitwirkung von Druck und Stoss und die Bildung transitorischer Stärke sind hier offenbar ausgeschlossen, und es bleibt also nur die Rotation des Protoplasma als mögliche Ursache für den Transport der Baustoffe in diesen Fruchtträgern über. Und dass dieses von den eiweissartigen Bildungsstoffen in noch höherem

---

1) Früher wurden, z. B. von Dutrochet, diese beiden Formen der Bewegung mit dem Namen der Circulation belegt, und offenbar entsprach dieses ihrer, durch so zahlreiche Zwischenstufen bekundeten Verwandtschaft besser, als die jetzt übliche Bezeichnungsweise. Ich werde mich aber in diesem Aufsatze, aus mehreren Gründen, der letzteren anschliessen.

Maasse gilt, braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden. Von vielen anderen Schimmelarten, von den Internodien der *Characeen*, von den langen Wurzelhaaren mancher höheren Gewächse und in zahlreichen anderen Fällen gilt offenbar das nämliche: das rotirende Protoplasma durchläuft in wenigen Stunden Entfernungen, welche diffundirende Stoffe vielleicht erst in ebenso vielen Wochen zurücklegen können.

Wie es sich hier in einzelligen Organismen und Organen verhält, so muss es sich offenbar der Hauptsache nach auch in den vielzelligen Organen, namentlich aber in den leitenden Geweben der höheren Pflanzen verhalten. Ohne die Mitwirkung activer Protoplasma-Bewegungen kann in weitaus den meisten Fällen der Transport der organischen Nährstoffe nicht befriedigend erklärt werden. Ist dem aber so, so muss man folgern, dass active Bewegungen des Protoplasma ganz allgemein verbreitet sind, und zwar überall dort stattfinden, wo der Stofftransport irgendwie ausgiebig ist. Also namentlich im Phloëm, und in den, die Gefässbündel am nächsten begleitenden Schichten des Parenchyms. Aber ebenfalls in anderen Geweben, insoweit in ihnen behufs der eigenen Thätigkeit und zum Dienste benachbarter Zellen eine lokale Leitung plastischer Stoffe angenommen werden muss.

Schon Dutrochet 1) und Unger 2) hatten aus ihren allerdings nicht sehr zahlreichen Beobachtungen abgeleitet, dass die Bewegung des Protoplasma ein allen kräftig lebenden Zellen gemeinsames Phänomen sein dürfte, aber dennoch räumt ihnen die herrschende Ansicht auch jetzt noch bei Weitem nicht jenen Platz ein, den sie nach obiger Vorstellung über ihre Bedeutung einzunehmen berechtigt sein würden 3). Wo sie leicht zu beobachten sind, z. B. in Mycelien, Fadenalgen, Pollenschläuchen, jungen Embryonen, in Luft- und Wurzelhaaren, und in den Gewebezellen mancher Wasserpflanzen hat sie wohl ein Jeder gesehen, die Frage, ob sie auch in den Gewebezellen anderer Pflanzen eine gleich starke Verbreitung besitzen, ist, so viel mir bekannt, nur von Einem Forscher in Angriff genommen worden, und seine Resultate fanden nicht jene Anerkennung, welche sie verdienten. Velten 4),

---

1) Dutrochet, Ann. des sc. nat. Janv. 1838. p. 19.

2) Unger, Anatomie u. Physiologie. 1855. S. 273.

3) Man vergleiche die Zusammenstellung der Litteratur in: Hofmeister, Die Pflanzenzelle. Pfeffer, Physiologie. Klebs, Ueber Form und Wesen der pflanzlichen Protoplasma-Bewegung, im Biol. Centralbl. I. 1881, Nr. 16, 17, 19.

4) Velten, Bot. Ztg. 1872. S. 645,

dessen Aufsatz über die Verbreitung der Protoplasma-Bewegungen im Pflanzenreiche bei richtiger Würdigung des reichen darin enthaltenen Materials vielleicht schon als ausreichender Beweis für die oben geforderte Allgemeinheit dieser Erscheinungen gelten dürfte, richtete sein Augenmerk aber hauptsächlich auf andere Gewebe, als die, welche uns hier am meisten interessiren. Es war vorzugsweise das Cambium, in welchem er bei einer beträchtlichen Anzahl von Arten die Rotationsbewegung nachwies.

Wie wenig aber diese Leistungen gewürdigt werden, geht am klarsten aus folgendem Satze Hanstein's über diese Bewegungen hervor: „Noch heutzutage ist es nicht gelungen, der Vorstellung von der Verbreitung gleicher oder ähnlicher Vorgänge durch alle Pflanzen hin selbst in wissenschaftlichen Kreisen genügenden Eingang zu verschaffen 1)." Und was Hanstein im Jahre 1880 sagte, dürfte auch jetzt noch für die herrschende Ansicht bezeichnend sein.

Es schien mir aus diesen Gründen keineswegs überflüssig, eine Reihe von bis jetzt darauf nicht untersuchten Pflanzen auf das Vorkommen von Protoplasma-Bewegungen in den Zellen ihrer leitenden Gewebe, und zwar vorzugsweise im Phloëm und im Parenchym zu durchforschen. Ich wählte dazu hauptsächlich solche Arten, deren Stofftransport durch die eingehenden Untersuchungen von Sachs und seinen Schülern gründlich bekannt, oder solche, in denen eine kräftige und ausgiebige Bewegung plastischer Stoffe aus ihrer ganzen Wachsthumsweise sicher zu folgern war. Das Resultat bestätigte meine Voraussetzung völlig, denn es gelang mir in nahezu allen untersuchten Arten und Organen, das Protoplasma in rotirender oder circulirender Bewegung zu beobachten. Es blieb mir kein Zweifel übrig, dass dort, wo solches nicht gelang, dies allgemein nicht etwa einem Mangel jener Bewegungen in den unverletzten Theilen, sondern vielfach der Präparationsmethode zuzuschreiben sei, wie solches bereits von Hofmeister für bestimmte Fälle vermuthet wurde 2).

Im Anschluss an die von Hofmeister, Velten und anderen Forschern begründeten Methoden vermied ich die Anwendung reinen Wassers; ich benutzte als Untersuchungsflüssigkeit stets eine 5procentige Rohrzuckerlösung. Diese zieht das Wasser mit einer nur wenig geringeren Kraft an, wie die meisten Zellsäfte, und erlaubt den Zellen also nur eine schwache Erhöhung ihres Wasser-

1) Hanstein, Das Protoplasma. 1880. S. 155.

2) Die Pflanzenzelle. S. 36.

gehaltes. Ich sorgte stets dafür, die Inhalte der durchschnittenen Zellen durch Verdünnung mit vielem Zuckerwasser möglichst bald unschädlich zu machen, indem ich stets grosse Tropfen dieser Lösung auf Messer und Object brachte, und die Schnitte so rasch wie möglich auf dem Objectträger in frische Lösung versetzte. Diese wurde, wenn nöthig, erneuert. Die der Länge nach geschnittenen Präparate liess ich dann 1—2 Stunden ohne Deckglas in der Zuckerlösung liegen, bevor ich sie untersuchte; denn bekanntlich erholen sich viele Zellen durch solche Ruhe von den beim Präpariren erlittenen Schäden. Diese Schäden scheinen wenigstens zum Theil specifische zu sein, da sie sich in allen Organen derselben Pflanze in gleichem Maasse fühlen lassen. Denn einige Arten lassen in allen ihren Theilen leicht, andere überall nur schwer die fraglichen Bewegungen erkennen. Je grösser und inhaltsärmer die Zellen sind, um so leichter kann man durch die durchschnittenen, und also todten Zellen, welche den ganzen Schnitt selbstverständlich beiderseits bekleiden, in die unversehrten hineinsehen. Aus diesem Grunde ist, wie schon Velten bekannt war, das Auffinden der Bewegungen des Protoplasma in den Gewebezellen der Bäume und Sträucher im Allgemeinen viel schwieriger als bei Kräutern.

Hübsche Beispiele zur Beobachtung der Bewegungen des Protoplasma bieten bekanntlich die Arten der Gattung *Tradescantia*. Ich untersuchte vorwiegend *T. rosea*, eine mit *T. virginica* sehr nahe verwandte Art. Im Juli fand ich hier in kräftigen, über 70 Cm. hohen, reichlich blühenden Exemplaren die fraglichen Bewegungen überall, wo ich sie suchte. In den Leitzellen des Phloëms der Gefässbündel zeigt der Inhalt die echte Rotation: an der einen Längswand aufsteigend, um an der gegenüberliegenden wieder zurückzulaufen. Die Geschwindigkeit war im Mittel 0,2–0,4 Mm. pro Minute. Ich verfolgte die Bewegung in den genannten Zellen in den jungen, nur halbwegs ausgewachsenen Zweigen, welche die Inflorescenzen trugen, in den jüngsten, ausgewachsenen, den mittleren und den ältesten Internodien des Stammes, im Mittelnerven des Blattes und in der Blattscheide, endlich im Rhizom und in den Wurzeln. In allen diesen Organen beobachtete ich gleichfalls die Bewegungen des Protoplasma in den Parenchymzellen; theils in jenen, welche die Gefässbündel am nächsten umgaben, theils in den entfernteren. Man sieht in diesen Zellen das Protoplasma in schmalen, meist schief zur Zellenaxe gerichteten, vielfach verzweigten Bahnen sich fortschieben, und dabei

nicht nur die Microsomen, sondern auch Chlorophyll- und Stärkekörnchen mit sich führen. Je länger die Zellen, um so steiler sind diese Bahnen. Im Rhizom waren fast sämmtliche Zellen des inneren Parenchyms reichlich mit grossen schönen Amyloplasten, welche bereits grosse Stärkekörner gebildet hatten, erfüllt; zwischen diesen sah man überall das Protoplasma sich in engen Bahnen mit auffallender Geschwindigkeit bewegen; es war unmöglich, den Gedanken zurückzuweisen, dass in diesen Bahnen den Stärkebildnern das zu ihrer Thätigkeit erforderliche Material zugeführt wurde. Dasselbe Bild bot das stärkereiche Rindenparenchym der Wurzeln, in denen auch die Kernscheide und das Pericambium das Protoplasma in circulirender Bewegung zeigten. Ebenso allgemein war die Circulationsbewegung in den Epidermiszellen aller Organe, die Rotation in den Xylemzellen und den jungen, noch dünnwandigen, aber äusserst langen Elementen des Steifungsringes verbreitet. Kein Zweifel, dass in allen Zellen, in denen sich ein kräftiger Stoffwechsel abspielte, oder welche bei der Leitung der plastischen Stoffe in den Haupt- und Nebenbahnen intensiv betheiligt waren, das Protoplasma fortwährend in kräftiger Bewegung war.

Starke Pflanzen von *Tropaeolum majus* zeigten ein gleiches Verhalten. In den Leitzellen des Phloëms beobachtete ich die Rotation, im Parenchym die Circulation des Protoplasma in nahezu allen Organen: in den Blatt-, Blüthen- und Fruchtstielen, in den jüngeren und älteren Internodien, in dem untersten Theile des Stammes und in der Wurzel. In manchen sah ich die Bewegungen auch in den jungen Bastfasern, den Holzzellen und den Epidermiszellen. *Cucurbita Pepo, Elodea canadensis, Hydrocharis Morsus Ranae* und *Limnocharis Humboldtii* durchsuchte ich gleichfalls in den verschiedensten Organen: überall beobachtete ich die Bewegungen. In den Leitzellen des Phloëms eilte das Protoplasma von einem Ende bis zum anderen und zurück auf der gegenüberliegenden Seite, es war dies also eine typische Rotationsbewegung. Zwischen dieser und der eigentlichen Circulationsbewegung finden sich alle Uebergänge, je nach der Länge der Zellen. Je länger und je schmäler diese, um so reiner läuft das bewegliche Protoplasma in Einer geschlossenen Bahn, je weiter die Zellen werden, um so mehr treten Verzweigungen dieser Bahn auf, welche in den langen, cylindrischen Parenchymzellen in der nächsten Umgebung der Gefässbündel es häufig unmöglich machen, zu entscheiden, ob man die Bewegung Rotation oder Circulation nennen soll. Im

Stengelparenchym der *Elodea canadensis* sind die Zellen in der Mitte der Internodien lang, an den Knoten kurz; in ersteren ist die Bewegung offenbar eine ebenso reine Rotation wie die bekannte „Strömung" in den *Vallisneria*zellen, in letzteren aber eine Circulation in schiefen, theilweise nahezu horizontalen, verzweigten und unsteten Bahnen. Zwischen beiden Extremen kann man häufig in demselben Präparate die verschiedensten Uebergangsformen beobachten.

Neben diesen ausführlicher studirten Beispielen habe ich von einer grossen Reihe von Arten, meist von solchen, welche häufig zu physiologischen Versuchen benutzt worden sind, einzelne Organe auf das Vorkommen von Protoplasma-Bewegungen untersucht. Ich notirte dabei alle diejenigen Fälle, in denen die Bewegung unter meinen Augen deutlich stattfand, wenn ich sie auch bisweilen, zumal wo dünne Präparate erforderlich waren, oder wo die Inhalte der durchschnittenen Zellen schädlich wirkten, nur in einzelnen Zellen sehen konnte. Dagegen muss ich ausdrücklich bemerken, dass ich auch nur solche Fälle berücksicksichtigte, wo ich die Bewegung thatsächlich beobachtet habe. Es kommt allerdings häufig vor, dass im wandständigen Protoplasma feine Bahnen ausgebildet sind, ähnlich denen, in welchen man sonst die Bewegung beobachtet, dass man aber dennoch keine Bewegung sieht. Obgleich es mir sehr wahrscheinlich ist, dass hier in der intacten Pflanze Bewegung stattgefunden hat, und diese nur durch die Präparation zum Stillstand gebracht worden ist, so habe ich solche Fälle doch gänzlich von den im Folgenden mitgetheilten Beispielen ausgeschlossen.

Am leichtesten ist die Bewegung des Inhaltes wohl in den Leitzellen des Phloëms zu beobachten. Sie ist hier fast stets eine reine Rotation, und hat nach einzelnen Messungen zu schätzen, gewöhnlich nicht viel weniger als die halbe Geschwindigkeit der bekannten Rotation der *Vallisneria*zellen. Ich fand bei 20° C. mehrfach 0,4 Mm. pro Minute, bisweilen mehr, bisweilen weniger. Ein Eiweisstheilchen, welches mit dieser Geschwindigkeit fortgeleitet und ohne Verzögerung von jeder Zelle der nächstunteren überliefert würde, würde also in 24 Stunden einen Weg von mehr als einem halben Meter zurücklegen. Ich beobachtete die Rotation in den Leitzellen des Phloëms u. a. in den jungen, aber ausgewachsenen Stengeltheilen von *Impatiens Roylii, Callitriche vernalis, Cannabis sativa, Nicotiana rustica, Ecballium Elaterium, Sicyos angulata, Sambucus nigra, Butomus umbellatus, Alisma Plantago, Asparagus*

officinalis, Allium fistulosum, in den Blattstielen von *Helianthus annuus, Ricinus communis, Alisma Plantago,* in der unreifen Fruchtwand von *Ecballium Elaterium,* in den jungen Rhizomschuppen von *Canna indica* und in den Staubfäden von *Lilium auratum.* In den Siebröhren beobachtete Velten die Rotation bei *Sida Napaea, Arundo Donax* und *Aesculus Hippocastanum.*

Das Parenchym zeigte allgemein in seinen verschiedenen Schichten das Protoplasma in circulirender Bewegung. Den vielen, bereits bekannten Beispielen neue zuzufügen, wäre fast überflüssig, wenn es sich nicht um die Berechtigung der oben vertretenen Ansicht über die Bedeutung dieser Bewegung für den Transport der plastischen Stoffe handelte. In denjenigen Schichten, welche den Gefässbündeln am nächsten liegen, welche also den Zucker hauptsächlich in der Längsrichtung leiten, und deren Zellen häufig merklich länger und schmäler sind als die des mehr entfernten Grundgewebes, schiebt sich der bewegliche Inhalt vorwiegend in steilen, der Längsaxe des Organs mehr oder weniger parallel laufenden Bahnen fort. Bei *Zea Mais* und *Cucurbita Pepo* fand ich es oft schwer, zu entscheiden, ob die Merkmale der Rotation oder die der Circulation vorherrschten, und auch bei *Dahlia variabilis* und *Trifolium repens* bewegte sich das Protoplasma in jenen Zellen in sehr schmalen Bahnen. In den entfernteren Theilen des Parenchyms werden diese Bahnen, welche fast überall in dem wandständigen Protoplasma liegen, um so weniger steil, je niedriger und je breiter die Zellen selbst werden. Im Markparenchym beobachtete ich die Bewegung im Stengel von *Impatiens Roylii, Callitriche vernalis, Ecballium Elaterium, Sicyos angulata, Lycopersicum esculentum, Butomus umbellatus, Alisma Plantago, Zea Mais, Canna indica, Avena sativa* u. m. a., in den Blattstielen von *Limnanthemum cordatum, Helianthus annuus, Ricinus communis, Beta vulgaris saccharifera, Alisma Plantago* u. a., im chlorophyllarmen Rindenparenchym in den ausgewachsenen Stengeltheilen von *Pelargonium zonale, Lycopersicum esculentum, Lilium lancifolium* und den Blattstielen von *Ricinus communis.* Im grünen Rindenparenchym ist die Circulation gleichfalls allgemein, wenn auch häufig wegen der Anhäufung der Chlorophyllkörner schwer zu sehen. Ich beobachtete sie im diesem Gewebe z. B. in den Blattstielen von *Beta vulgaris saccharifera* und den jungen, ausgewachsenen Stengeltheilen von *Malva crispa, Sicyos angulata, Gladiolus gandavensis, Iris Pseud-Acorus* und *Allium fistulosum.*

Auch in den Zellen der Stärkescheide bewegt sich das Proto-

plasma häufig in schiefen oder horizontalen, verzweigten Bahnen, indem es die grossen zusammengesetzten Stärkekörner mit sich führt. Den bekannten Beispielen kann ich die Stengel von *Impatiens Roylii, Nicotiana rustica, Malva crispa, Dahlia variabilis, Ampelopsis hederacea, Zea Mais,* die Blattstiele von *Ricinus communis* u. a. zufügen.

Besondere Erwähnung verdient die Beobachtung, dass auch in der Rinde der Staubfäden von *Lilium auratum,* im reizbaren Parenchym des Gelenkpolsters von *Phaseolus multiflorus,* im stärkereichen Gewebe der Knollen von *Canna indica,* in den inulinführenden Zellen der Knollen von *Helianthus tuberosus* und in der saftreichen Fruchtwand von *Ecballium Elaterium* ein Fortschieben des Protoplasma in schmalen wandständigen Bahnen stattfindet. Auch das Schwammparenchym der Blätter von *Hydrocharis Morsus Ranae* lässt diese Bewegung leicht erkennen.

In den leitenden und aufspeichernden Geweben ist somit die Bewegung des Protoplasma wohl eine allgemeine Erscheinung. Ueberall, wo man sie unter günstigen Umständen und mit der erforderlichen Ausdauer sucht, findet man sie. Aber auch in jenen Geweben, in denen die Leitung plastischer Stoffe nur zum eigenen Gebrauch stattfindet, beobachtet man die Bewegung sehr häufig, vielleicht ebenso allgemein wie in den eigentlichen leitenden Geweben. Es sei mir erlaubt, einige Beispiele den bekannten zuzufügen.

Im unteren wachsenden Theil der Blattscheide von *Zea Mais* zeigen die noch jungen Epidermiszellen zahlreiche, verzweigte, vom Kern ausstrahlende Bahnen, in denen sich das Protoplasma mit bedeutender, aber sehr wechselnder Geschwindigkeit fortschiebt. In jungen Holzgefässen, welche bereits sehr weit, aber noch ohne Wandzeichnungen sind, strömt häufig das Protoplasma in der Mitte im breiten Strome, an dessen einem Ende der Kern liegt, um sich am anderen Ende in feine Zweige zu vertheilen. So z. B. im Blattstiel von *Ricinus communis.* In den eigentlichen Holzzellen, sowohl den primären als den secundären, pflegt das Protoplasma, so lange es lebendig ist, eine deutliche und ziemlich rasche Rotation auszuführen, z. B. *Beta vulgaris, Nicotiana rustica, Dahlia variabilis, Ampelopsis hederacea, Allium fistulosum, Zea Mais, Avena sativa.* Dasselbe gilt vom Collenchym; als Beispiele nenne ich *Lycopersicum esculentum, Malva crispa, Cannabis sativa, Impatiens Roylii, Cucurbita maxima.* Im Steifungsringe der Monocotylen sah ich die Rotation in jungen ausgewachsenen Organen ausser bei

Tradescantia noch im Stengel von *Iris Pseud-Acorus* und *Asparagus officinalis;* ebenfalls in den jungen, noch dünnwandigen Bastfasern von *Cannabis sativa, Malva crispa, Ecballium Elaterium, Sicyos angulata* und *Corylus Avellana.*

Fügt man diese Beispiele den zahlreichen, von anderen Forschern beschriebenen Fällen zu, so kann es wohl keinem Zweifel mehr unterworfen sein, dass das Protoplasma, nicht nur in einzelnen Fällen oder während einzelner Lebensperioden, sondern überall und so lange es überhaupt kräftig thätig ist, bewegliche Theile besitzt. Zumal beobachtete ich die Bewegung in jenen Zellen und zu jenen Zeiten, wo ein intensiver Transport plastischer Stoffe, sei es zur Fortleitung, zu lokaler Anhäufung oder zum eigenen Gebrauch, stattfand. Je nach der Form der Zellen herrscht dabei die Bewegung in der Längsrichtung des Organs, oder in zu dieser mehr oder weniger geneigten Bahnen vor; Uebergänge zwischen diesen beiden Extremen sind fast ebenso häufig wie die Zwischenformen zwischen den extremen Zellenformen selbst.

Und dass diese Bewegungen ein ausgezeichnetes Mittel für den Transport der Baustoffe und der Stoffwechselproducte in der Pflanze sind, wird wohl kaum in Abrede gestellt werden können.

Die Bedeutung der Protoplasma-Strömungen für den Stofftransport, welche ich in diesem Aufsatze deductiv zu begründen gesucht habe, tritt in manchen speciellen Fällen dem Beobachter so klar entgegen, dass sie für die betreffenden Zellen ohne Weiteres zugegeben werden wird. Mehrere Forscher haben Beispiele solcher Fälle beschrieben, und ihre Meinung in dieser Richtung geäussert. Und obgleich ihre Wahrnehmungen sich immer nur auf den Stofftransport innerhalb der einzelnen Zelle bezogen, so betrachte ich diese doch als wichtige Stützen für meine Ansicht, und möchte somit dasjenige, was ich in der Litteratur gefunden habe, hier zu diesem Zwecke zusammenstellen.

In den Sitzungsberichten der niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde in Bonn vom 15. Juli 1872 beschreibt Hanstein die Vertheilung der plastischen und assimilirten Substanzen in der *Chara*, und erwähnt, wie die Internodien und Blätter dabei zum Theil für sich selbst arbeiten, zum Theil auch ihre Assimilationsproducte den wachsenden Sprossspitzen und der stärkeansammelnden Stengelbasis zur Verfügung stellen. „Für Ausgleich und Transport in der Längsrichtung sorgt dabei unzweifelhaft die Saftrotation."

Wenn durchschnittene Fäden der *Vaucheria* ihre Wunden schliessen, so wird das zur Bildung der neuen Zellhaut nöthige Material durch die Strömungen des Protoplasma herbeigeschafft. Strasburger hat diesen für die Kenntniss der physiologischen Bedeutung dieser Bewegungen so wichtigen Fall in seinen „Studien über das Protoplasma" [1]) ausführlich beschrieben. Er sah „die Ströme des Körnerplasma mit kleinen Stärkekörnchen beladen von allen Seiten der Hautschicht der Wundfläche zueilen."

In den Zellen der *Spirogyra* richten sich nach Pringsheim's Untersuchungen [2]) die vom Kern ausstrahlenden Protoplasmafäden unter vielfachen Verzweigungen derart gegen das Wandprotoplasma, dass ihre Enden jedesmal gerade an einen Amylumkern anstossen, eine Thatsache, welche offenbar auf eine Bedeutung für den Transport der in diesen Organen angehäuften Bildungsstoffe hinweist. Bei der Zelltheilung der Spirogyren sah Strasburger die Nährstoffe für die junge Wand durch Protoplasmaströme herbeigeführt werden [3]).

In den Haaren von *Solanum Melongena* beschreibt Crüger [4]), wie die centralen Protoplasmaströme vom Kern aus sich nach den Tüpfeln in den Querwänden richten; dort angelangt, verweilt das Protoplasma eine kurze Zeit, um darauf nach dem Kerne zurückzukehren. Crüger meint, dass diese Ströme in jenen Tüpfeln die Nährstoffe aus der nächstunteren Zelle empfangen und sie dem Kern und den höheren Zellen des Haares zuführen.

Die Beobachtungen von Tangl, Gardiner, Russow u. A. über die Verbindungen benachbarter Protoplaste durch feine, die Zellhaut durchsetzende Protoplasmafäden haben ohne Zweifel für die Erkenntniss der Vorgänge beim Austausch der Nährstoffe zwischen den einzelnen Zellen eine hohe Bedeutung, wie solches bereits von den genannten Autoren hervorgehoben wird. Es wäre nicht unmöglich, dass dieser Austausch gewöhnlich überhaupt nicht auf dem Wege der Diffusion durch die Zellhaut, sondern nur durch Vermittelung des Protoplasma stattfände. Diese Meinung findet offenbar in den in diesem Aufsatze entwickelten Principien eine kräftige Stütze.

Die schönen, aber leider zu wenig berücksichtigten Arbeiten

---

1) Strasburger in Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss. 1876. Bd. X. Heft IV. S. 417.

2) Pringsheim in Jahrbüchern f. wiss. Bot. Bd. X. S. 328. Taf. XI. Fig. 8.

3) Strasburger, Bau und Wachsthum der Zellhäute. S. 83.

4) Crüger, Botanische Zeitung. 1855. S. 623, 626.

von Crüger [1]) und Dippel [2]) über die Entstehung der spiral- und netzförmigen Zellwandverdickungen verdienen schliesslich noch kurz besprochen zu werden. Nach ihnen zeigt das wandständige Protoplasma, lange bevor die erste Spur der Verdickung der Zellhaut sichtbar wird, eine Structur, in der die späteren Spiral- und Netzleisten bereits deutlich vorgebildet sind. Dabei sahen sie das Protoplasma diesen Linien entlang in langsamer, aber deutlich fortschreitender Bewegung. So lange das Wachsthum der Verdickungsleisten dauert, gehen fortwährend Ströme von körnigem Protoplasma an diesen Leisten entlang; offenbar führen sie das zu ihrer Bildung nothwendige Material herbei. Erst wenn die Wand völlig ausgebildet ist und der Protoplast zu sterben anfängt, hört diese Strömung auf. Die Elateren der Lebermoose, das Velamen der *Orchideen* und die jungen Gefässe im Cambium mehrerer dicotyler Kräuter bieten schöne Beispiele für das Studium dieser Vorgänge dar.

Ferner möchte ich noch darauf hinweisen, dass die Richtung der Protoplasma-Strömungen, welche bekanntlich im Allgemeinen mit der der Längsaxe des Organs zusammenfällt, mit meiner Ansicht über die Rolle dieser Bewegungen völlig im Einklang ist, und durch diese eine einfache biologische Erklärung findet.

Es ist klar, dass in manchen Fällen nicht nur die eigentlichen Nährstoffe, sondern auch das Wasser, nur durch die Strömung des Protoplasma in genügender Weise transportirt werden kann. Solches gilt u. A. offenbar von den Fruchtträgern von *Phycomyces* und den Wurzelhaaren der höheren Pflanzen. Es wäre wichtig, zu erforschen, wie weit sich die Bedeutung der Rotation und der Circulation für die Wasserbewegung in der Pflanze erstreckt [3]).

Durch die obigen Erörterungen hoffe ich einen neuen Gesichtspunkt zur Erforschung der Mechanik des Stofftransportes aufgefunden zu haben. Die mitgetheilten Thatsachen regen zu vielfachen Fragen auf diesem Gebiete an, deren Behandlung ich mir aber einstweilen auf eine spätere Gelegenheit versparen muss.

(Botanische Zeitung 1885, Bnd. 43, S. 1.)

---

1) Crüger, Bot. Ztg. 1855. S. 606 ff.

2) Dippel, Abhandlg. der naturf. Ges. zu Halle. Bd. X. 1864. S. 55.

3) Ich halte es nicht für unmöglich, dass auch Wurzeldruck und Fortleitung des Wassers im Holz, in Bezug auf welche ich sonst Godlewski's klaren Darstellungen im letzten Hefte von Pringsheim's Jahrbüchern völlig beipflichte, durch Circulation oder Rotation des Protoplasma bewirkt werden.

UNE EXPÉRIENCE DE COURS SUR LA DIFFUSION.

Dans les *Philosophical Transactions* de 1861 (page 199), Graham, en suite de ces célèbres recherches sur la dialyse, a décrit une expérience qui, légèrement modifiée, peut utilement servir, me semble-t-il, à la démonstration des phénomènes de diffusion devant un auditoire nombreux.

Cette expérience avait été instituée par Graham pour l'étude de la vitesse de diffusion du chlorure de sodium dans la gélatine, comparée à celle dans l'eau. Dans des vases cylindriques d'environ 12 cm. de hauteur, il versait à chaud une petite quantité d'un mélange contenant 10 pour cent de chlorure de sodium et 2 pour cent de gélatine japonaise, puis, ce mélange refroidi et coagulé, il achevait de remplir les vases avec une solution renfermant 2% de gélatine, mais pas de sel. Après refroidissement, le tout formait une gelée ferme. Au bout de huit jours, cette gelée ètait coupée en tranches de 50 cc de volume, et analysée. Le résultat fut que la répartition du sel dans la gelée était la même que dans d'autres vases pareils, où le Na Cl avait diffusé, dans des circonstances du reste identiques, d'une solution à 10% dans l'eau pure. La vitesse de diffusion dans la gelée était donc la même que dans l'eau.

Si dans cette expérience, au lieu de chlorure de sodium, on prend un sel coloré, ou quelque autre composé coloré, celui-ci se répand également par diffusion dans la gelée, et on a alors l'avantage que la distribution peut être montrée directement, en même temps que la gelée empêche le dérangement de l'expérience par des secousses ou des chocs éventuels. Lorsque la salle est trop grande pour que tous les auditeurs puissent voir l'expérience simultanément, de sorte qu'on est obligé de la montrer successivement à des groupes différents, cet avantage de l'emploi de la gélatine a une valeur incontestable.

Outre cet avantage général, il y en a d'autres, qui rendent la substitution de la gelée à l'eau indispensable dans certains cas déterminés. Qu'il me soit permis de décrire brièvement quelques expériences de diffusion que j'ai faites, cette année, pour la démonstration de ces phénomènes.

Comparaison des vitesses de diffusion dans l'eau et dans les

gelées. Je me servais de tubes de verre longs d'au moins $0^m,5$ et ayant environ 5 mm. de diamètre intérieur. Après avoir scellé l'une des extrémités à la lampe, je remplissais le tube, jusqu'à environ 5 cm. de l'autre extrémité, avec la gelée. Comme telle, j'employais ou bien de la gélatine, contenant à peu près 4% de matière solide, qui était versée à chaud et se coagulait par le refoidissement, ou bien de l'hydrate d'acide silicique. Pour obtenir celui-ci, j'ajoutais à une solution de silicate de potasse, après l'avoir fortement diluée, tout juste autant d'acide nitrique qu'il en fallait pour saturer la potasse, et je réglais les concentrations de telle sorte que le mélange contînt à peu près 4% d'acide silicique. Le mélange restait liquide pendant quelques minutes, et pendant ce temps on le versait dans les tubes, où il se coagulait immédiatement. A cause de la rapidité de la coagulation, on est obligé de faire pour chaque tube séparément le mélange des matières en question. La présence du nitrate de potasse dans la gelée n'a évidemment aucun inconvénient pour l'expérience; la gelée était neutre aux réactifs colorés.

Les tubes ainsi préparés, l'espace resté vide était rempli presque entièrement de sel solide et d'eau privée d'air par une ébullition préalable, puis le tube était fermé au moyen d'un bouchon que, pour toute sûreté, je reliais hermétiquement au tube de verre par un petit caoutchouc. Ensuite, le tube était renversé et suspendu verticalement.

Comme contrôle, je prenais des tubes de mêmes dimensions, où j'introduisais la même quantité de sel solide et qu'ensuite je remplissais avec précaution d'eau bouillie. Lorsqu'on néglige le soin d'employer de l'eau préalablement bouillie, la dissolution du sel peut donner lieu au dégagement de bulles d'air, qui s'élèvent dans le tube et par suite altèrent l'expérience. On sait, en effet, que les solutions salines dissolvent moins facilement les gaz que ne le fait l'eau.

De cette manière, on peut se convaincre que, même lorsque l'expérience dure des moins entiers, la vitesse de diffusion, dans l'eau et dans des gelées aussi molles, ne diffère pas sensiblement. J'ai opéré, entre autres, sur du chromate potassique neutre diffusant dans l'acide silicique, et sur du sulfate de cuivre diffusant dans la gélatine, et j'ai conservé les tubes, dans une armoire obscure, depuis la mi-juillet jusqu'en novembre. Si, toutefois, la gelée contient une proportion d'eau beaucoup moindre, la diffusion y est notablement plus lente.

Lenteur de la diffusion. La diffusion est un mouvement qui, en apparence très rapide quand il s'agit de différences considérables dans le degré de concentration et de distances microscopiques, est en réalité extrêmement lent, lorsque les différences de concentration sont faibles et qu'on considère des distances un peu grandes. En colorant des préparations microscopiques, ou en faisant usage de réactifs sous le microscope, on serait très facilement tenté de croire que les phénomènes de diffusion, en général, se produisent avec une assez grande rapidité; aussi, pour l'explication de divers processus de la physiologie végétale, a-t-on attribué à la diffusion un rôle que, vu sa lenteur, elle ne saurait remplir en aucune façon [1]. Dans l'enseignement de cette science, il importe donc beaucoup de rendre cette propriété de la diffusion aussi palpable que possible. Cela s'applique notamment à la diffusion dans les gelées, eu égard surtout à la théorie de M. Sachs sur le mouvement de l'eau dans les plantes; car cette théorie admet, pour les mouvements de l'eau d'imbibition dans le bois, une vitesse qui est d'un tout autre ordre que les vitesses dont l'eau ou les matières dissoutes, en se diffusant dans les gelées, à de si grandes distances, sont susceptibles.

C'est pour cette raison que, dans les expériences décrites, j'ai donné à mes tubes une longueur si considérable. Au début de l'expérience, à cause de l'emploi de sel solide, la différence de concentration est aussi grande que possible, et la hauteur que le sel atteint dans un laps de temps donné est relativement considérable. Peu à peu, naturellement, l'écart des concentrations diminue, et par suite la limite de la partie colorée s'élève de plus en plus lentement. Dans les deux tubes à chromate potassique neutre, le sel avait au bout de neuf jours atteint environ 16 cm. de hauteur, au bout de cinq semaines environ 30 cm., et au bout de trois mois environ 50 cm. Dans les tubes à sulfate de cuivre, la hauteur, à la fin des mêmes périodes, était respectivement de 6, 13 et 18 cm. Dans aucun de ces tubes le sel, à ce moment, n'était encore entièrement dissous.

Lorsque dans ces expériences on n'emploie pas du sel solide, mais une solution peu concentrée, la hauteur d'ascension, dans le temps donné, est naturellement encore moindre. Il est alors nécessaire, toutefois, de modifier légèrement l'expérience, point sur le quel je reviendrai tout à l'heure.

1) Voir: Ueber die Bedeutung der Circulation und der Rotation des Protoplasma für den Stofftransport in der Pflanze, *Opera IV*, p. 159.

Pour donner une idée de la lenteur de la diffusion, M. Stephan [1]) a calculé, au moyen des résultats des expériences de Graham, combien de temps il faudrait à 1 milligramme de matière dissoute pour diffuser, d'une solution à 10 pour cent, dans l'eau, par un tube vertical exactement à la hauteur de 1 mètre; en d'autres termes, après combien de temps tout juste 1 milligramme se serait élevé, de la solution en question, jusqu'à la hauteur de 1 mètre, ou plus. Il a trouvé que ce temps serait de 319 jours pour le chlorure de sodium, de 2 ans et 7 mois pour le sucre de canne, et d'environ 14 ans pour l'albumine. De quels énormes espaces de temps les matières dissoutes auraient-elles donc besoin pour parcourir leurs trajets dans les arbrisseaux et les arbres, si ce mouvement devait avoir lieu uniquement par diffusion!

Comparaison des vitesses de diffusion de différentes matières. Les recherches de Graham nous ont appris que les acides diffusent plus rapidement que leurs sels, et que, chez ces derniers, la vitesse de diffusion varie suivant la nature de la base. Les sels potassiques diffusent plus rapidement que les sels des terres alcalines. Pour illustrer ces règles par un exemple, j'ai fait l'expérience suivante. Deux tubes de plus de $0^{m},50$ de longueur, entièrement remplis, de la manière ci-dessus décrite, d'acide silicique gélatineux, furent introduits, renversés, dans deux flacons, dont l'un contenait une solution d'acide chromique, l'autre une solution de chromate potassique neutre. Chaque solution avait un volume de 250 cc et une concentration de 0,1 équiv.; toutes les deux renfermaient donc un même nombre de molécules. Les flacons étaient fermés par un bouchon, en partie pour maintenir les tubes, en partie pour prévenir l'évaporation des solutions.

Peu à peu, le sel et l'acide s'élevèrent dans la gelée, et après quelque temps la différence de vitesse se voyait nettement. Au bout de deux mois, la gelée était colorée par l'acide jusqu'à la hauteur d'environ 33 cm., tandis que dans l'autre tube le sel ne s'était élevé approximativement qu'à 28 cm. Environ deux mois plus tard, la différence était devenue notablement plus grande et plus distincte, mais la limite de la coloration était si peu tranchée, que la hauteur ne se laissait plus guère évaluer en chiffres. Dans ces expériences, le volume des solutions était si grand par rapport à celui de la gelée, qu'on peut complètement négliger la di-

---

1) Sitz.-ber. d. k. Akad. Wien, 1879; Bd. 79, II Abth., p. 214.

minution de concentration des premières, pendant la durée de l'expérience.

Influence de la pesanteur sur la diffusion. Pour l'interprétation exacte de divers processus de la vie des plantes, il est nécessaire de savoir que la pesanteur n'a pas d'influence sur la diffusion, que celle-ci s'opère donc avec le même vitesse, soit de haut en bas, soit de bas en haut. Cette proposition, à peine démontrable sans l'emploi d'une gelée, se laisse au contraire mettre très facilement en évidence par l'intervention d'une pareille substance. A cet effet, en même temps que le tube ci-dessus décrit, à acide silicique et chromate potassique solide, j'en ai préparé un second, exactement pareil, que j'ai suspendu à côté de lui, mais où maintenant le sel se trouvait en haut, la gelée en bas. Pendant trois mois, j'ai examiné ces tubes à peu près de semaine en semaine; au commencement, il existait entre eux une petite différence, mais qui disparut peu à peu. La différence était au désavantage du second tube, et elle ne pouvait donc être attribuée à la pesanteur.

Comparaison des vitesses de diffusion de différentes matières au moyen de la formation d'un précipité dans la gelée. Si l'on remplit de gelée un tube ouvert aux deux côtés, et qu'on la mette en contact par les deux extrémités avec deux solutions, susceptibles de donner ensemble un précipité, ce précipité se formera, au bout de quelque temps, là où les deux matières dissoutes se rencontrent dans la gelée. Toutes les circonstances étant supposées les mêmes aux deux côtés, les chemins parcourus par les deux matières seront la mesure de leurs vitesses relatives. Remplace-t-on, dans une seconde expérience, l'un des sels par un autre, qui donne avec la seconde matière le même précipité, alors les deux expériences, comparées entre elles, feront connaître la vitesse relative des deux sels employés.

Si, aprés l'apparition des premières traces de précipité, on laisse continuer l'expérience, la production ultérieure du précipité n'a lieu, naturellement, que du côté de la combinaison qui se diffuse le plus lentement, et le point où le précipité a commencé à se former reste donc toujours nettement marqué.

J'ai, par exemple, fait diffuser de cette manière différents sulfates à l'encontre du chlorure de baryum, et j'ai comparé la vitesse de diffusion de l'acide sulfurique avec celles du sulfate de potasse, du sulfate de soude et du sulfate de magnésie. Il se formait toujours, droit à travers la gelée, une epaisse couche de sulfate de baryte, de sorte que l'endroit où avait eu lieu

la rencontre des deux matières était bien accusé. Après avoir enlevé par l'eau les portions de sel qui ne s'étaient pas encore précipitées réciproquement, on pouvait conserver indéfiniment les tubes dans l'eau, pour montrer le précipité formé, à différentes hauteurs, dans les différentes tubes. La disposition de ces expériences n'étant toutefois, en ce moment, pas encore assez parfaite pour donner des résultats satisfaisants sout tous les rapports, je n'ai la décrit pas en détail, mais je me suis borné à en communiquer le principe. Peutêtre pourra-t-on fonder sur ce principe une méthode propre à comparer entre elles les vitesses de diffusion, même celles des composés incolores.

Sur la relation entre la vitesse de diffusion, le coefficient isotonique et la vitesse d'écoulement par les tubes capillaires. Qu'il me soit permis, avant de terminer cette Note, de présenter quelques considérations pouvant contribuer à la juste appréciation des vitesses relatives de diffusion des différentes matières.

Graham a déterminé les vitesses de diffusion relatives, pour un grand nombre de matières, avec une exactitude suffisante pour qu'il soit possible de comparer ces vitesses avec d'autres propriétés des mêmes matières. Ses résultats ont été contrôlés suivant différentes méthodes par plusieurs auteurs, et, en substance, ils ont toujours été confirmés. Pour rendre ses comparaisons autant que possible indépendantes de l'influence de la concentration, il choisit le degré de concentration le plus faible qui fût compatible avec une analyse précise des liquides à la fin des expériences, savoir, 2 pour cent. Dans ses Mémoires il indique aussi combien de temps il fallait à chaque combinaison, dans les mêmes circonstances, pour qu'une même quantité de matière passât du vase à diffusion dans l'eau ambiante, et il calcule les rapports de ces temps, en prenant pour unité celui employé par l'hydrate de potasse. Les chiffres ainsi obtenus sont les temps de diffusion (*times of equal diffusion*) ci-dessous mentionnés.

Il a ainsi reconnu, que les nombreuses matières étudiées se laissaient ranger en un nombre relativement petit de groupes, dans chacun desquels la vitesse de diffusion est à peu près la même pour tous les membres du groupe. Nulle part, toutefois, Graham ne donne un tableau général de ces groupes; on est obligé d'aller les chercher dans les différents Mémoires qu'il a publiés dans les *Philosophical Transactions* de 1850 et 1851, et telle est

probablement la raison pour laquelle ses résultats sont restés assez peu connus.

Compare-t-on ces groupes, d'une part avec les coefficients isotoniques, d'autre part avec le frottement interne que les solutions éprouvent en traversant des tubes capillaires, on trouve qu'il existe, dans les deux cas, une connexion manifeste.

Commençons par les coefficients isotoniques, tels qu'ils ont été déterminés en partie par moi-même, en partie par M. Hamburger dans le laboratoire de M. le professeur Donders [1]), et bornons-nous aux groupes pour les membres desquels ces coefficients sont connus, soit par les expériences, soit par le calcul [2]).

Les groupes dont il s'agit sont les suivants:

Ier *Groupe. Sels potassiques et ammoniques des acides monobasiques.* Temps de diffusion = 1,4. Ce groupe comprend principalement les matières suivantes:

Chlorure de potassium [4]).
Bromure de potassium [3]).
Iodure de potassium [3]).
Chlorure d'ammonium [3]) [4]).
Nitrate de potasse [4]).
Nitrate d'ammoniaque [4]).
Chlorate de potasse [4]).

Le fait, que le sel potassique et le sel ammonique du même acide ont la même vitesse de diffusion, a été confirmé postérieurement par M. Marignac [5]) et celui de l'égalité de vitesse de K Cl, K Br. et K I, par M. Long [6]).

Le coefficient isotonique est pour toutes ces matières le même,

---

1) Voir: Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft, *Opera II*, p. 137, et: Dr. H. J. Hamburger, De invloed van scheikundige verbindingen op bloedlichaampjes in verband met hare moleculair-gewichten, dans Onderzoekingen v. h. physiol. Lab. te Utrecht, uitgegeven door Donders en Engelmann, 3e Sér., t. IX, p. 26.

2) Pour les acides et les bases inorganiques, les coefficients isotoniques, ne pouvaient être déterminés par les méthodes actuelles. Graham a trouvé pour le temps de diffusion de l'acide nitrique, de l'acide chlorhydrique de l'acide bromhydrique et de l'acide iodhydrique environ 0,8, pour celui de l'hydrate de potasse et de l'ammoniaque 1, pour celui de l'hydrate de soude 1,2 (Ph. T. 1850, p. 33, 807, 808, 810, 814, et 1851, p. 484, 485).

3) Ph. T., 1850, p. 829—831.

4) Ph. T., 1850, p. 33.

5) Bibl. univ., Nouv. pér., t. L, 1874, p. 8.

6) Pogg. Ann. Phys. (2), t. IX, p. 613.

savoir = 3. Les deux chlorures et le nitrate de potasse ont été étudiés par moi-même, l'iodure et le bromure de potassium par M. Hamburger (*l. c.* p. 32).

IIe *Groupe. Sels sodiques des acides monobasiques.* Temps de diffusion = 1,7. Ce groupe comprend:

Nitrate de soude [1]).
Chlorure de sodium [2]).
Bromure de sodium [2]).
Iodure de sodium [2]).

Le coefficient isotonique de tous ces sels est = 3, pour les deux derniers d'après les déterminations de M. Hamburger.

IIIe *Groupe. Sels potassiques et ammoniques des acides bibasiques.* Temps de diffusion = 2. Ce groupe comprend:

Sulfate de potasse [4]).
Sulfate d'ammoniaque [3]).
Chromate de potasse [3]).
Carbonate de potasse [3]).
Sulfite de potasse [4]).
Oxalate de potasse [4]).
Tartrate de potasse [4]).

Le coefficient isotonique n'a été déterminé directement que pour le premier et les deux derniers de ces sels, mais, d'après les règles applicables à ces coefficients, il est le même pour tous, savoir = 4.

IVe *Groupe. Sels sodiques des acides bibasiques.* Temps de diffusion = 2,45. Ce groupe comprend:

Sulfate de soude [5]).
Sulfite de soude [5]).
Carbonate de soude [5]).
Oxalate de soude [6]).
Tartrate de soude [6]).

Tous ces sels ont, d'après la règle des coefficients isotoniques, le coefficient 4.

---

1) Ph. T., 1850, p. 45.
2) Ph. T., 1850, p. 827—830.
3) Ph. T., 1850, p. 31.
4) Ph. T., 1851, p. 487—494.
5) Ph. T., 1850, p. 42, et 1851, p. 488—492,
6) Ph. T., 1851, p. 490 et 492.

Ve *Groupe. Sels de métaux bivalents et d'acides monobasiques.* Temps de diffusion le même que dans le groupe précédent. Il comprend les chlorures et les nitrates des métaux: calcium, magnésium, baryum, strontium, zinc, cuivre, manganèse etc. 1). Parmi ces sels, le chlorure de magnésium et le chlorure de calcium ont un coefficient isotonique égal à celui du groupe précédent (= 4), et il en est probablement de même des autres.

VIe *Groupe. Sels de métaux bivalents et d'acides bibasiques.* Temps de diffusion = 4. Ce groupe comprend:

Sulfate de magnésie 2).
Sulfate de zinc 2).

Le coefficient isotonique a été trouvé, pour le sulfate de magnésie, = 4.

VIIe *Groupe. Composés organiques, ne contenant pas de métal.* Temps de diffusion le même que dans le groupe VI. Graham l'a déterminé pour le sucre de canne 3); d'après M. Voit, le sucre de raisin possède à peu près la même vitesse de diffusion que le sucre de canne 4). Le coefficient isotonique de ces deux matières est le même que celui du groupe précédent.

Si nous réunissons maintenant, en un petit tableau, d'une part les temps de diffusion de ces sels neutres et de ces matières organiques, d'autre part leurs coefficients isotoniques, nous avons:

			Temps de diffusion.	Coeff. isoton.
Groupe	I	Sels de K et de NH_4 à ac. monob.	1,4	3
„	II	„ „ Na „ „ „	1,7	3
„	III	„ „ K et de NH_4 „ „ bibas.	2	3
„	IV	„ „ Na „ „ „	2,45	4
„	V	„ „ métaux bival. et d'ac. monob.	2,45	4
„	VI	„ „ „ „ „ „ bibas.	4	2
„	VII	„ Composés organ. ne cont. pas de métal	4	2

Il résulte de ce tableau que *les membres d'un même groupe ne*

1) Ph. T., 1850, p. 816—821.
2) Ph. T., 1850, p. 45, 822 et 823.
3) Ph. T., 1850, p. 8.
4) Pogg. Ann., t. CXXX, 1867, p. 421.

possèdent pas seulement la même vitesse de diffusion, mais aussi le même coefficient isotonique. Mais le rapport de ces deux valeurs n'est nullement le même pour les différents groupes.

Comparons maintenant la vitesse de diffusion avec la vitesse du mouvement dans les tubes capillaires, et prenons à cet effet les chiffres trouvés par M. Hannay au moyen de son *microrhéomètre* 1).

Dans le tableau suivant sont mentionnés un certain nombre de matières dont les temps de diffusion ont été déterminés par Graham, et les temps d'écoulement à travers un tube de verre capillaire par M. Hannay. Dans la colonne *Temps de diff.* on trouve les premières de ces valeurs, dans la colonne *Microrhéose* l'accélération (—) ou le retard (+) que l'eau éprouve, en traversant un tube capillaire, lorsqu'elle tient en dissolution 1 équiv. de la matière indiquée 2). La vitesse d'écoulement de l'eau, dans l'appareil de Hannay, était de 131,3 sec.

Matières.	Temps de diff.	Microrhéose.
Nitrate d'ammoniaque	1,4	— 5,8 sec.
„ de potasse	„	— 4,9 „
Chlorure d'ammonium	„	— 3,2 „
„ de potassium	„	— 2,3 „
Nitrate de soude	1,7	+ 6,6 „
Chlorure de sodium	„	+ 9,4 „
Sulfate d'ammoniaque	2,0	+ 11,2 „
„ de potasse	„	+ 12,3 „
„ „ soude	2,45	+ 24,0 „
„ „ magnésie	4	+ 40,6 „

Pour les matières en question, on peut donc admettre comme règle qu'une diffusion plus lente est associée à une valeur plus élevée du frottement interne, tel qu'on le mesure par l'écoulement à travers un tube capillaire. Il est tout naturel, du reste, que le frottement interne soit un des facteurs qui déterminent la vitesse de la diffusion.

Outre l'attraction des matières dissoutes sur l'eau, telle que

1) J. B. Hannay, Phil. Trans., 1879, p. 283.

2) Le calcul de la vitesse de diffusion est indépendant de la question de savoir si la concentration est donnée en centièmes, en équivalents ou en molécules. Lorsque les chiffres donnés ci-dessus, relatifs à la microrhéose, sont recalculés en molécules, l'ordre de succession reste le même.

l'expriment les coefficients isotoniques, et le frottement que les molécules éprouvent dans leur mouvement au sein du liquide, plusieurs autres facteurs, il est à peine besoin de le dire, exercent une influence sur la vitesse de diffusion. Mais je n'ai pas l'intention d'essayer ici une analyse approfondie de ce phénomène si complexe.

(Archives Néerlandaises des Sciences exactes et naturelles, T. XX, 1885, p. 36.)

STUDIËN OVER ZUIGWORTELS.

I.

De kernscheede als drukgrens in de zuigwortels.

Von Höhnel heeft geleerd, dat vaten nooit rechtstreeks aan intercellulaire ruimten grenzen, doch van deze steeds door minstens éene laag van levende cellen gescheiden zijn 1). Deze lagen van cellen, die zonder tusschenruimten aan elkander sluiten, vormen, volgens hem, in de geheele plant een samenhangend stelsel, dat de lucht in het parenchym zoo volkomen mogelijk van die in de vaten afscheidt. Want terwijl de lucht in het eerstgenoemde weefsel steeds nagenoeg onder atmospherische drukking staat, is de spanning in de vaatlucht, blijkens de onderzoekingen van den genoemden schrijver, aan zeer groote wisselingen onderworpen, daar zij nu eens door de worteldrukking verhoogd en dan weer door de verdamping verminderd wordt.

In de wortels ligt tusschen de intercellulaire ruimten van het parenchym en de vaten van den centralen vaatbundel steeds, zoo lang hun bouw tenminste nog niet door secundairen diktegroei veranderd is, een dubbele laag van cellen, tusschen welke nergens openingen voorkomen. De buitenste dezer twee lagen heet hier kernscheede 2), de binnenste pericambium. Eene van beide of beide te zamen vormen dus Höhnel's drukgrens. De intercellulaire ruimten reiken tot aan de kernscheede, de buitenste vaten van het xyleem grenzen onmiddellijk aan het pericambium. Dit is tenminste in de wortels van alle door mij onderzochte soorten het geval. In de oudere deelen der wortels van talrijke monocotyle planten zijn de cellen der kernscheede rondom van een kurklaagje voorzien, terwijl het pericambium voor een deel in de voortbrenging van zijwortels opgaat, en overigens dunwandig blijft. Hier vormt dus klaarblijkelijk de kernscheede de drukgrens.

---

1) Bot. Zeitung 1879, p. 541.

2) Aan dezen reeds door Schleiden gebruikten naam geef ik de voorkeur boven de andere namen van dit weefsel. Zie over Schutzscheide (Caspary) o.a. Sachs, Lehrbuch der Botanik 4e Ed. p. 126, en over „innere Endodermis": de Bary's Vergleichende Anatomie, op onderscheidene plaatsen.

In de jongere deelen der wortels, waar dit kurklaagje nog niet volkomen ontwikkeld is, is de opperhuid met levende wortelharen bedekt. Door deze laatste wordt het water uit den grond opgezogen, en dit beweegt zich verder door het schorsparenchym heen tot in den vaatbundel, waarbij het natuurlijk ook door de kernscheede en het pericambium heen moet gaan. Het is duidelijk, dat eene omkleeding van de cellen der kernscheede met kurk voor deze beweging uiterst hinderlijk zou moeten zijn. Deze deelen der wortels, wier functie dus het opzuigen van water is, noemt men daarom *zuigwortels*.

Het is mijn voornemen, in dit opstel de gronden uiteen te zetten, welke er m. i. voor pleiten, dat ook in deze zuigwortels de kernscheede, zoo niet alleen, dan toch hoofdzakelijk, de drukgrens vormt. Ik zal daarbij mijn betoog in een physiologisch en een anatomisch gedeelte splitsen. In het eerste wensch ik aan te toonen, dat in onze zuigwortels een drukgrens evenzoo noodzakelijk is, als in de overige deelen der plant, en dat zij hier dan ook met voldoende zekerheid kan worden aangetoond. In het tweede bespreek ik dan die eigendommelijkheden in den bouw der kernscheede, die deze laag hier geschikt maken om als drukgrens te fungeeren.

Vooraf wensch ik echter mede te deelen, dat mijne proeven en waarnemingen voornamelijk met de wortels van *Iris Pseudacorus* gedaan zijn. Ik koos deze soort, ten deele omdat mij daarvan rijkelijk materiaal ten dienste stond, ten deele omdat de ontwikkelingsgeschiedenis der kernscheede voor eene andere soort van hetzelfde geslacht (*Iris Guldenstaedtiana*), door de onderzoekingen van van Wisselingh op zeer volledige wijze bekend geworden is 1). Naast deze heb ik echter nog van een aantal monocotyle en dicotyle planten de jonge wortels onderzocht, om zeker te wezen, dat mijne uitkomsten van algemeene geldigheid zijn.

Physiologisch gedeelte. Om de noodzakelijkheid eener drukgrens in de zuigwortels aan te toonen, is het voldoende te bewijzen, dat de drukkingen, die in oudere deelen der wortels voorhanden zijn, zich tot in deze jeugdige deelen, ten minste in hoofdzaak,

---

1) C. van Wisselingh, De kernscheede bij de wortels der Phanerogamen, in Verslagen en Mededeelingen der k. Akad. van Wet. te Amsterdam. 3e Reeks. Dl. I. p. 141; en La gaîne du cilindre central dans la racine des Phanerogames, in Archiv. Néerl. T. XX. p. 95. Belangrijke diensten bewezen mij ook van Tieghem's onderzoekingen over den bouw der zuigwortels, Vgl. Ann. Sc. nat. Ve Serie, T. XIII. p. 234.

kunnen voortplanten. Ik behandel daarbij in de eerste plaats de spanning van de binnenlucht in het parenchym en in de tweede de drukking van het water in den centralen vaatbundel.

De intercellulaire ruimten in het schorsparenchym staan wel is waar niet door openingen in de opperhuid met de buitenlucht in gemeenschap, daarvoor is echter hare verbinding met de gelijknamige ruimten in de oudere deelen der wortels, en door deze met de binnenlucht in den stengel of den wortelstok, een zeer volkomene. Dientengevolge kan de spanning der parenchymlucht in de jongste toppen der wortels nooit op den duur aanzienlijk van die der atmospheer afwijken. Dit kan b.v. uit de volgende proef blijken. Ik sneed lange, krachtige wortels van *Iris Pseudacorus* van de plant af, en verwijderde daarop hun groeitop zóó, dat de snijvlakte juist op 1 c.M. afstand van het vegetatiepunt kwam te liggen. Nu dompelde ik deze snijvlakte in water en blies aan het andere uiteinden in den wortel. Terstond traden kleine luchtblazen uit het parenchym in het water uit. Natuurlijk moet men bij zulk een proef zorgen, dat niet een der beide uiteinden door capillair ingedrongen water verstopt wordt. Zelfs als ik lucht onder een overdruk van slechts 3 c.M. kwik in het oudste deel van vrij lange wortelstukken inperste, kwamen er uit doorsneden op den zoo even genoemden afstand van het vegetatiepunt nog blazen te voorschijn. Hieruit blijkt dus, dat spanningsverschillen in de intercellulaire ruimte van deze jeugdige deelen der wortels snel en gemakkelijk vereffend worden, ten minste tot op zeer kleine verschillen.

In de tweede plaats behandelen wij vereffening van drukverschillen in de vaten. Deze bevatten echter in de zuigwortels op verre na niet allen water. Dit geldt natuurlijk slechts voor die wier protoplasma reeds gestorven is, in dit geval verkeeren in de zuigwortels alleen de uiterst dunne vaten, die aan de uiteinden der xyleemstralen staan. Dat in deze, ook tijdens krachtige verdamping, alleen water en geen lucht voorkomt, daarvan kan men zich gemakkelijk overtuigen. De wijdere vaten, die in de wortels van *Iris* meer naar het midden toe, in een kring liggen, zijn in de zuigwortels nog niet volkomen ontwikkeld. Zij verliezen hunnen protoplasmatischen inhoud eerst op dien afstand van den groeienden top, waarop het ontstaan van zijwortels een breeder baan voor de beweging van het water in den hoofdwortel noodig maakt. Met deze ontwikkeling der vaten houdt die der vezels gelijken tred; in de zuigwortels bevatten deze nog protoplasma, dat

zij ongeveer te gelijker tijd met de vaten verliezen, nadat hare wanden dik en houtig zijn geworden.

Het spreekt van zelf, dat drukverschillen zich in de wijde vaten betrekkelijk gemakkelijk, doch in de enge slechts langzaam vereffenen. Toch gelukte het mij ook in deze laatste eene open verbinding met volkomen zekerheid aan te toonen, zelfs tot in het allerjongste gedeelte van den wortel, zoover dit nog volkomen ontwikkelde vaten bevat. Bij mijne proeven sneed ik uit een gaven wortel een stuk van bepaalde lengte en bepaalden ouderdom uit, bevestigde het oudste einde daarvan in een caoutchoucbuisje en perste hierin, door middel van een eenvoudig druktoestelletje, onder kwikdrukking water in. Op de snijvlakte aan het jongste einde van het stuk kon ik dan het water zien uittreden. Het spreekt van zelf, dat daarbij de luchtwegen in het parenchym op een of andere wijze verstopt moeten worden. In de eerste plaats gebruikte ik wortelstukken, over wier geheele lengte de wijde vaten reeds hun protoplasma verloren hadden. Bij eene lengte van 10—12 c.M. van zulk een stuk was een drukking van 3 à 5 c.M. kwik, soms zelfs van 1 c.M. kwik voldoende, om in korten tijd water door te persen. Hoe ouder het stuk was, des te kleiner was natuurlijk de vereischte drukking. In de tweede plaats koos ik wortelstukken, wier wijde vaten en centrale vezels nog een levenden inhoud bezaten. Hiertoe werd b.v. een gave worteltop met eene lengte van 6 c.M. afgesneden en met het doorgesneden einde in de caoutchouc-buis van het druktoestel gebonden. Daarna werden de vaten aan hun jongste uiteinde geopend, door den top op een afstand van 2.5 c.M. van het vegetatiepunt, af te snijden. Op deze plaats waren in iederen straal van het xyleem nog slechts 2—4 vaten voltooid. Het stuk waardoor het water geperst werd, had dus eene lengte van 3.5 c.M. Uit het uiteinde trad, onder eene drukking van 20 c.M. kwik, het water vrij snel, bij 10 c.M. echter zeer langzaam te voorschijn. Thans bracht ik het vrije uiteinde van den wortel onder het microscoop, zonder de verbinding met het druktoestel op te heffen. Het wortelstuk stond daarbij verticaal en stak door de opening in de tafel van het microscoop omhoog; zoodat ik dus op de snijvlakte instellen kon. Ik deed dit, na haar met vloeipapier voorzichtig te hebben gedroogd, en zag nu het water uit de geheel voltooide uiterst nauwe peripherische vaten in kleine druppeltjes te voorschijn komen. Deze vereenigden zich allengs tot een enkelen grooten druppel.

Uit deze proeven volgt, dat tijdens krachtige worteldrukking,

de druk, die in de oudere deelen der wortels heerscht, zich op den duur onverzwakt of ten minste zonder aanzienlijke vermindering tot in de jongste uiteinden der wortels moet voortplanten. Deze gevolgtrekking is geheel onafhankelijk van de vraag, in welke deelen der wortels de drukking voortgebracht wordt.

De derde groep van proeven heeft ten doel aan te toonen, dat ook bij een aanzienlijk drukverschil het water in de zuigwortels niet uit de vaten in de intercellulaire ruimten van het parenchym treedt. Als voorbeeld beschrijf ik een proef, waarin eene gave worteltop van *Iris Pseudacorus* van 12 c.M. lengte op de reeds beschreven wijze aan het druktoestel verbonden werd. Het water werd nu onder eene drukking van 35 c.M. kwik gebracht, eene drukking, die blijkens de vorige proef meer dan voldoende is om het water uit de jongste uiteinden der vaten te doen vloeien, als deze geopend zijn. Men mag dus veilig aannemen, dat, ten minste na eenigen tijd, in deze jongste vaten eene bijna even groote drukking heerscht. Het kwam er nu op aan, na te gaan, of onder deze omstandigheden water door de kernscheede naar buiten kon worden geperst. Hiertoe sneed ik met een scheermes op een afstand van 2.0—2.5 c.M. van het vegetatiepunt eene breede strook epidermis en endodermis weg, zoodat ik de luchtruimten in het parenchym opende. Uit de wonde trad geen water te voorschijn. Om het kwartier nam ik nu op dezelfde plaats eene nieuwe, dunne tangentiale doorsnede weg, en onderzocht deze telkens onder het microscoop. Na vijf kwartier had ik de binnenste lagen van het parenchym weggenomen, doch de kernscheede nog niet geraakt. Op de wondvlakte kwam nog geen water te voorschijn. De volgende snede nam een deel van de kernscheede en van het pericambium weg, en opende enkele primordiale vaten. Terstond schoot een druppeltje water uit de wond. Daarna sneed ik den wortel op dezelfde plaats dwars door; het water trad nu op alle xyleemstralen uit de nauwe vaten, zelfs onder veel geringere kwikdrukking, te voorschijn.

Zoolang dus de kernscheede onverwond was, vloeide geen water onder drukking uit den vaatbundel in het parenchym.

Ook met oudere deelen van de wortels van *Iris* overtuigde ik mij door zulke proeven van de werkzaamheid der drukgrens. Daarenboven heb ik volgens deze methode wortels van Dicotylen, die reeds secundairen diktegroei vertoonden, onderzocht (b.v. *Dipsacus sylvestris*) en evenzoo stengels van verschillende soorten van planten. Nooit zag ik in deze proeven het water uit de

vaatbundels treden, voor dat de drukgrens door het mes geraakt was.

Vatten wij de resultaten van dit gedeelte in korte woorden samen, zoo kunnen wij zeggen, dat in de zuigwortels dezelfde of ten minste ongeveer dezelfde drukverschillen kunnen heerschen als in de overige deelen der plant, en dat de drukgrens tusschen den vaatbundel en het schorsparenchym ook hier de vereffening van deze verschillen belet.

Anatomisch gedeelte. Geeft men toe, dat het omhoog persen van water eene belangrijke functie der wortels is, zoo mag men natuurlijk verwachten, dat de drukgrens niet alleen de bestaande verschillen in drukking in hoofdzaak in stand moet houden, maar dit ook met zoo gering mogelijk verlies moet doen. Het is duidelijk, dat een in de vaten aanwezige overdruk bij voldoende grootte het water in de wanden van deze buizen en door deze heen in de aangrenzende cellen zal kunnen persen. En zoo nu deze cellen zelve aan open ruimten grenzen, zal het water dan natuurlijk in deze uitvloeien. Hoe minder echter de omliggende cellen dit filtratieproces toelaten, hoe grooter, met andere woorden, haar filtratieweerstand is, des te meer zullen zij natuurlijk geschikt zijn, om als drukgrens te dienen. Wij moeten dus nagaan, welke inrichtingen in de drukgrens der zuigwortels dezen filtratie-weerstand bevorderen.

Het is dus met dit doel, dat wij thans den anatomischen bouw der drukgrens meer in bijzonderheden moeten beschouwen. Gaan wij daartoe in de eerste plaats de verschillende wegen na, langs welke het water, onder voldoende drukking, door die grens heen uit den vaatbundel in het parenchym zal kunnen komen. Deze laten zich in twee stelsels samenvatten. Het eene stelsel bestaat, behalve uit de wanden der vaten zelve, uit de holten van de cellen van pericambium en kernscheede en uit de tangentiale wanden van deze. Doch ook de radiale en horizontale wanden vormen, met de bijbehoorende verbindingsstukken, een stelsel van wegen, waar langs men zich denken kan, dat water, zoo de holten der cellen geheel verstopt waren, van uit de vaten tot aan de intercellulaire ruimten van het parenchym zou kunnen geperst worden. Wij mogen in het algemeen aannemen, dat onder voldoende drukking langs elk dezer beide stelsels van wegen water naar buiten kan vloeien, en moeten dus den filtratie-weerstand op deze beide wegen nagaan.

Beschouwen wij eerst de filtratie van water in de horizontale

en radiale wanden, en nemen wij dus zoo lang aan, dat de levende inhoud der cellen het persen van water door de holten heen belet. Bestonden de genoemde wanden alleen uit cellulose, zoo zouden zij, voor zoover wij weten, onder hooge drukking langzaam doch voortdurend water doorlaten, en dus waarschijnlijk ook bij niet zoo groote drukverschillen een oorzaak van onophoudelijk waterverlies voor den vaatbundel zijn. Dit verlies zou men nu op geen andere wijze kunnen verhinderen, dan daardoor, dat men of deze wanden geheel voor water ondoordringbaar maakte, of wel deze eigenschap aan een zoodanig gedeelte van elken wand gaf, dat tusschen al deze deelen nergens een weg van uit den vaatbundel naar het parenchym open bleef.

Aan dezen eisch voldoet nu de kernscheede in de zuigwortels op zeer verrassende wijze. Om dit in te zien, behoeft men zich slechts het raamwerk der banden van Caspary in zijn geheel voor te stellen. Deze banden, die op de dwarsche doorsnede het bekende verschijnsel van den vlek van Caspary veroorzaken, liggen in de radiale en horizontale wanden der kernscheede, en sluiten in de aan elkander grenzende cellen nauwkeurig aanéén. Zij bieden weerstand aan de inwerking van zwavelzuur en bevatten, blijkens de onderzoekingen van von Höhnel, suberine 1). Dientengevolge zijn zij voor het water, dat van uit den vaatbundel in deze wanden geperst wordt, ondoordringbaar.

Wij mogen dus dit raamwerk der banden van Caspary als onder de gewone omstandigheden ondoordringbaar voor water beschouwen en het dus voor het werkzaamste deel van de celwanden der drukgrens houden. En daar dit raamwerk steeds in de kernscheede ligt en het eigenlijke kenmerk dier scheede vormt, mogen wij dus in dit opzicht de kernscheede zelve met den naam van drukgrens bestempelen.

In de tweede plaats moeten wij de filtratie door de tangentiale wanden en de holten der cellen onderzoeken. Wij kunnen ons daarbij thans natuurlijk tot de kernscheede beperken. Hare cellen zijn in de zuigwortels geheel door het levend protoplasma aangevuld, dat, spoedig na het verlaten van den meristematischen toestand, nog slechts ééne groote vacuole pleegt te omsluiten. Dat in dezen inhoud een hooge turgor heerscht, daarvan kan men zich dikwijls aan niet al te dunne dwarsche doorsneden overtuigen. Want niet zelden zijn in zulke praeparaten enkele cellen der kern-

1) F. von Höhnel. Ueber den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt; Sitzb. d. k. Akad. der Wiss. Wien, Bd. LXXVI, 1877; Overdruk p. 126.

scheede door het mes niet aangeraakt, terwijl hare buurcellen bij het snijden zijn geopend. In dit geval nemen de eerste een cirkelronde gedaante aan, daar zij zich door het opnemen van water sterk uitzetten, en de tegendruk der omliggende cellen opgeheven is.

Om door levend protoplasma, dat onder den druk van den turgor staat, water door te persen, daartoe is, zooals de verschijnselen van den turgor zelven ons leeren, een veel grootere drukking noodig, dan die, welke het water in de vaten der wortels, ook tijdens krachtig bloeden of druppelen, ooit bereikt. Evenmin bestaat er gelegenheid, dat water tusschen het protoplasma en den celwand door geperst wordt. Dit wordt toch niet alleen door de kracht, waarmede het protoplasma tegen den celwand aangedrukt wordt, in hooge mate belemmerd, maar daarenboven door eene bijzondere inrichting nog verder verhinderd. Deze inrichting is de volgende.

De protoplasten der kernscheede zijn namelijk aan de banden van Caspary, over de geheele lengte van deze banden en dus rondom de cel, uiterst vast verbonden. Ik leid dit af uit de omstandigheid dat zij, zoo men ze door allerlei middelen dwingt zich te contraheeren, en zich dus meer of min volledig van den celwand los te maken, steeds aan de kurkbanden blijven kleven. Dit verschijnsel, dat reeds door Caspary waargenomen en door Pfitzer volkomen juist verklaard werd, kan men gemakkelijk te zien krijgen als men de door deze schrijvers gekozen behandeling toepast[1]). Men ziet dan het geheele protoplasma in elke cel der kernscheede zich tot een smallen band samentrekken, die tusschen de beide vlekken van Caspary uitgespannen is. Het fraaist ziet men dit op dwarsche doorsneden, doch ook op overlangsche sneden werd het reeds door Pfitzer waargenomen. Zelfs na behandeling met niet al te sterk zwavelzuur vond ik dezen band nog stevig aan de vlekken van Caspary verbonden, en wel in alle cellen der kernscheede rondom den geheelen vaatbundel. Zoo b.v. op dwarsche doorsneden door de jonge worteltoppen van *Lilium lancifolium* en *Funkia cordata* op afstanden van 2—6 c.M. van het vegetatiepunt.

Uit deze uiteenzettingen blijkt dus, dat de mazen in het raamwerk der kurkbanden geheel gesloten zijn door de levende protoplasten, en dat deze overal zoo vast aan de eerste sluiten, dat zij

1) Caspary in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. I. p. 442; Pfitzer, ibid. VI. p. 309. Zie ook de Bary's Anatomie, 132. Afgebeeld is dit verschijnsel voor *Funkia ovata* door van Wisselingh (l. c. Pl. I. fig. 15).

te zamen voortreffelijk geschikt zijn om de drukgrens te vormen.

Samenvattende komen wij dus tot de volgende uitkomsten:

1°. *In de zuigwortels vormt de kernscheede de drukgrens.*

2°. *Haar filtratie-weerstand wordt ten deele door de levende protoplasten, ten deele door de kurkbanden in de radiale en horizontale wanden, en eindelijk door de vaste aanéénsluiting der protoplasten aan deze banden bewerkt.*

Het spreekt van zelf, dat ook de vaatwanden en het pericambium een weerstand tegen de filtratie van water bieden, doch voor het instand houden der drukverschillen kan men ze, in vergelijking met de kernscheede, als van ondergeschikte beteekenis beschouwen.

Met de beteekenis der kernscheede als drukgrens staat ongetwijfeld het feit in samenhang, dat zij buiten het pericambium gelegen is, daar dit als rhizogene laag dienst doet. Daardoor toch kan de kernscheede der worteltakken zich zoodanig aan die der wortels zelve aansluiten, dat zij te zamen een drukgrens vormen, die de banen van het water in alle worteltakken gezamenlijk omsluit.

Evenzoo komt het mij voor, dat de ligging der kurkbanden in de kernscheede met hunne beteekenis in overeenstemming is. Want zij liggen gewoonlijk in die helft der radiale en horizontale wanden, die het dichtst bij den vaatbundel ligt, ja bij vele soorten, als b. v. bij *Iris*, vindt men ze in de onmiddellijke nabijheid van de wanden, die aan het pericambium grenzen. Daardoor toch bevinden zij zich zoo dicht mogelijk bij die zijde, aan welke de overdruk pleegt te heerschen 1).

Een andere meening over de beteekenis der kurkbanden in de celwanden der kernscheede mag ik hier niet onvermeld laten. Ik bedoel die van Schwendener 2). Deze schrijver vat zijne zienswijze in de volgende zinnen samen: „Da diese Scheiden in ihrer Gesammtheit bloss ein hohlcylindrisches Netzwerk mit langgezogenen Maschen bilden, so wird selbstverständlich der diosmotische Verkehr der Säfte zwischen den angrenzenden Geweben in keiner Weise eingeschränkt. Die Flüssigkeit wandert ungehemmt durch die Maschen, gleichsam wie durch ein Drahtnetz." „In all' diesen Fällen bezweckt offenbar die theilweise Verkorkung der Membran nicht im mindesten eine Verringerung der Permeabilität; sie kann

1) Zie hierover v. Wisselingh, Arch. Néerl. l. c. p. 4, 7 en 13.

2) Schwendener, Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen, in Abhandl. d. K. Akad. d. Wiss. Berlin, 1882. p. 6.

nur eine rein mechanische Bedeutung haben." Schwendener heeft deze stelling afgeleid uit proeven, in welke hij zag, dat oplossingen van looizuur en van jodium, overal waar de kernscheede, zij het ook slechts plaatselijk, dezen bouw bezit, gemakkelijk door hare cellen heen diffundeeren. Daar hij in deze proeven vergiftige stoffen gebruikte, stierven de protoplasten der kernscheede, en werd dus hun weerstand daardoor opgeheven. Ik heb deze proeven met onschadelijke oplossingen, b. v. met eosine, herhaald en kreeg dan, zooals te verwachten was, geheel andere uitkomsten, tenminste zoolang de protoplasten der kernscheede in de proeven niet stierven.

Zonder dus het belang der kurkbanden voor de stevigheid der wortels in twijfel te willen trekken, acht ik mij toch gerechtigd, hun voornaamste functie in hun filtratie-weerstand te zoeken.

Ten slotte moeten wij nog een blik werpen op de verschillende phasen van de ontwikkeling der kernscheede, ten einde ons beeld van de drukgrens in jonge wortels zoo veel mogelijk volledig te maken 1).

Over de permeabiliteit van het meristeemweefsel, dat zooals bekend is, den top van den vaatbundel afsluit, bezitten wij nog geene ervaring. Tot in de nabijheid van het meristeem dringen echter slechts zeer weinige en daarbij zeer nauwe met water gevulde vaten door, en de hoeveelheid water die uit deze naar buiten kan geperst worden, is wellicht niet eens voldoende, om in de behoefte van den groeienden top te voorzien. Tegelijkertijd met deze eerste vaten worden echter op successieve dwarsche doorsneden door worteltoppen, b.v. bij *Iris*, de vlekken van Caspary in de kernscheede zichtbaar, en erlangt deze scheede dus reeds den boven beschreven bouw.

Bij sommige monocotyle gewassen is de afzetting van kurkstof, zooals bekend is, levenslang tot de kurkbanden der horizontale en radiale wanden beperkt, bij de meeste wordt echter vroeg of laat de primaire celwand van de cellen der kernscheede over zijne geheele binnenvlakte met een kurklaagje bekleed, dat nauwkeurig aan de kurkbanden aansluit. Deze kurklaag pleegt reeds op een afstand van weinige centimeters (dikwijls slechts 3—4 c.M.) van den groeienden top zichtbaar te worden, blijft dan geruimen tijd uiterst teeder en neemt slechts zeer langzaam in dikte en

---

1) Vergelijk vooral voor *Iris*, doch ook voor andere soorten, de aangehaalde verhandeling van van Wisselingh.

stevigheid toe. Later worden op de binnenvlakte van deze kurklaag, bij *Iris* en vele andere monocotylen, min of meer dikke houtlagen afgezet, zoodat de stevigheid der geheele scheede daardoor aanzienlijk toeneemt. In deze periode blijven gewoonlijk, zooals vooral Schwendener aangetoond heeft [1]), enkele cellen of celgroepen tegenover de stralen van het xyleem dunwandig, waarbij zij denzelfden bouw behouden, dien de geheele kernscheede in de zuigwortels bezat. Niet zelden worden later ook deze doorgangen door kurklaagjes in de cellen gesloten.

In het algemeen kan men zeggen, dat de filtratie-weerstand der kernscheede, die in de zuigwortels voor een groot deel de eigenschappen der levende protoplasten wordt bepaald, bij toenemenden ouderdom allengs meer op de celwanden overgaat. In hoofdzaak geschiedt dit door de bekleeding dezer wanden met een kurklaagje. Deze bekleeding begint vóór de phloeembundels en vereenigt ten slotte alle cellen der kernscheede tot een volkomen gesloten kurkmantel.

In de wortels der dicotylen wordt de kernscheede, tijdens den diktegroei door een secundaire, nog zeer onvolledig bekende drukgrens vervangen.

II.

Over de beweging van het water in de zuigwortels.

Voor eenigen tijd heb ik getracht aan te toonen, dat de diffusie eene zoo uiterst trage beweging is, dat zij onmogelijk het vervoer der voedingsstoffen in de planten bewerken kan. Tevens heb ik de stelling uitgesproken, dat dit vervoer in hoofdzaak door de stroomende beweging van het levend protoplasma moet tot stand komen [2]). Volgens deze meening neemt het celvocht aan dit proces geen deel: het heeft, behalve zijne overige functiën, slechts de rol, de door het stroomend protoplasma aangevoerde stoffen tijdelijk in zich op te hoopen.

Evengoed als de aangehaalde beschouwingen voor het transport der opgeloste voedingsstoffen gelden, evenzeer zijn wij natuurlijk ook van toepassing op de beweging van het water, overal, waar dit in levende cellen, en niet in doode vezels en vaten, voort-

1) Schwendener l. c. p. 13 vlgg.
2) *Opera IV*, p. 150 en 159.

gestuwd wordt. Het kwam mij daarom niet onbelangrijk voor, de stroomen van het protoplasma in de jongste worteltoppen nauwkeuriger te leeren kennen, ten einde de vraag te kunnen beantwoorden, of deze bewegingen ook hier zoo algemeen zijn, als mijne voorstelling verlangt, en of hare richting eene zoodanige is, dat zij voor het vervoer van het water geschikt kunnen worden geacht.

Alvorens tot de beschrijving mijner waarnemingen over te gaan, acht ik het noodig op te merken, dat ik de worteldrukking geheel van mijn onderzoek heb uitgesloten. In welke cellen en op welke wijze deze tot stand komt, zijn vragen, die ik thans niet wensch te beantwoorden.

Dat de beweging van het protoplasma in de wortelharen alleszins met mijne voorstelling strookt, heb ik reeds bij eene vorige gelegenheid opgemerkt. Deze haren toch behooren in vele gevallen tot de fraaiste en gemakkelijkste voorbeelden der rotatie; ja, die van *Hydrocharis morsus Ranae* en *Stratiotes aloïdes* zijn de meest gewone voorbeelden om dit verschijnsel te laten zien. Reeds Meyen wist, dat, behalve bij deze, ook nog bij talrijke andere planten het protoplasma in de wortelharen in stroomende beweging verkeert [1]), doch het is vooral aan de onderzoekingen van Jönsson, dat wij een meer volledige kennis van dit verschijnsel te danken hebben.

Deze schrijver onderzocht de wortelharen van een groot aantal phanerogame planten, die tot 65 van de meest uiteenloopende plantenfamiliën behoorden, en vond bij alle het protoplasma dezer haren in beweging [2]). Deze beweging is steeds eene roteerende, het protoplasma stroomt van den voet van het haar naar den top, keert daar om, en gaat langs de andere overlangsche helft van den wand weer naar den voet terug. Op dezen weg kan het dus overal water en voedsel opnemen en naar den wortel toevoeren. Enkele malen vond hij den stroom hier en daar in de cel afgebroken; er waren dan twee of meer afzonderlijke rotatie-systemen, die elk hunne eigene vacuole omgaven. Dit geval is waarschijnlijk aan eene plaatselijke ophooping van protoplasma toe te schrijven, en komt overeen met het resultaat van een bekende proef van Dutrochet, die de stamcellen van *Chara* op één of meer plaatsen met een zijden draad toesnoerde, en zoo den rotatie-stroom in twee

1) Meyen, Pflanzenphysiologie, Bd. II. p. 246.

2) Bengt Jönsson, Protoplasma-rörelse inom rothären hos fanerogama växter. Botaniska Notiser, 1884. p. 50—54.

of meer kleinere, elk in zich zelf geslotene stroomen verdeelde.

In alle door Jönsson onderzochte gevallen was de stroom duidelijk waarneembaar en snel; met name was in deze beide opzichten geen verschil tusschen land- en waterplanten te bespeuren.

Om van de wortelharen in den vaatbundel te komen, moet het water in de zuigwortels eene dikwijls vrij dikke laag van parenchymcellen doorgaan. Gewoonlijk neemt men aan, dat het daarbij niet alleen het protoplasma, maar ook het celvocht dwars doorstroomt, en dat verschillen in de concentratie van dit celvocht in de op elkander volgende lagen van cellen de voornaamste oorzaak der beweging zijn. Deze voorstelling is ontleend aan de werking van osmotische toestellen, die men voor de verklaring dezer beweging heeft uitgedacht, doch steunt volstrekt niet op eenige kennis van de concentratie van het celvocht in de verschillende lagen of op physiologische proeven. Zij stuit daarenboven, zij het ook in geringer mate, op dezelfde bezwaren als de heerschende leer van het transport der opgeloste voedingsstoffen door diffusie. Het water, dat aan de eene zijde eener cel door het wandstandig protoplasma opgenomen is, kan veel sneller naar de tegenoverliggende zijde gebracht worden, wanneer het eenvoudig met het stroomend protoplasma medegaat, dan wanneer het door diffusie door het celvocht heen moet gaan. En het verschil in snelheid tusschen deze beide bewegingen is, zooals ik vroeger reeds uiteengezet heb, zoo groot, dat het zeer aanzienlijke verschil in de doorsnede van beide banen in deze conclusie geen verandering kan brengen. Want het stroomend protoplasma doorloopt in enkele uren afstanden, die diffundeerende stoffen slechts in even vele weken kunnen afleggen (*Opera* IV, p. 161.).

Ik kom dus tot het besluit:

1°. Het is volstrekt niet bewezen, dat het water in de zuigwortels zich door diffusie, of, wil men liever, door osmose, van de wortelharen tot in den vaatbundel beweegt [1]).

2°. De analogie met het vervoer der organische voedingsstoffen maakt het in hooge mate waarschijnlijk, *dat ook deze beweging door het stroomend protoplasma bewerkt wordt.*

Het spreekt van zelf, dat, als mijne voorstelling juist is, de beweging van het protoplasma in de cellen der zuigwortels een

1) Evenmin is het bewezen, dat de worteldrukking een verschijnsel van osmose is; deze algemeen aangenomen hypothese is zelfs waarschijnlijk voor de verklaring van het verschijnsel geheel overbodig.

dubbele functie te verrichten heeft. Want zij heeft dan zoowel voor het vervoer van het organisch voedsel, als voor dat van het water en de daarin opgeloste anorganische stoffen te zorgen. Het vervoer van het eerste geschiedt nu voornamelijk in overlangsche richting, dat van het laatste in hoofdzaak van buiten naar binnen. Het is nu de vraag, of de stroomen zóó gericht zijn, dat zij deze beide functien vervullen kunnen, en het is duidelijk, dat mijne voorstelling slechts dan recht van bestaan heeft, wanneer deze vraag bevestigend moet beantwoord worden.

Deze stroomen nu zijn in de verschillende soorten van cellen, waaruit de zuigwortels zijn opgebouwd, met volkomen zekerheid waar te nemen, zoo men slechts de vroeger vermelde voorzorgsmaatregelen in acht neemt. Als voorbeeld wensch ik ze bij één enkele soort uitvoerig te beschrijven, om daarna mijne waarnemingen bij andere soorten slechts kort te vermelden. In aansluiting aan het voorgaande opstel en om de daar vermelde redenen kies ik hiertoe ook nu de wortels van *Iris Pseudacorus* 1).

In de eerste plaats behandel ik de cellen der kernscheede, daar de beweging van het water in deze, als de drukgrens, ons het meeste belang inboezemt. Deze hebben in den regel een langwerpig vierkante gedaante en zijn dikwijls vele malen langer dan breed.

In overeenstemming daarmede stroomt haar protoplasma voornamelijk in overlangsche richting. Het leerrijkste is de waarneming op de radiale doorsnede.

Op radiale doorsneden door jonge worteltoppen van *Iris Pseudacorus* nam ik in de cellen der kernscheede, op een afstand van 20—40 mM. van het vegetatiepunt, waar dus de kurkbanden in de horizontale en radiale wanden duidelijk herkenbaar waren, het volgende waar. De hoofdstroom van het protoplasma steeg langs den eenen tangentialen wand tot aan het einde der cel omhoog, boog langs den horizontalen wand om en liep langs den anderen tangentialen wand omlaag, om aan het ondereinde der cel weer om te buigen, en zoo den kringloop te voltooien. Aan de beide eindwanden der cel ging de stroom over den kurkband heen; zijn eene helft lag dus buiten, en de andere binnen, het cilindrische raamwerk van kurkbanden, dat wij in ons eerste opstel als een zoo werkzaam deel der drukgrens hebben leeren kennen. De mo-

1) C. van Wisselingh, ll. cc. en Idem, Sur l'endodermis. Arch. Néerl. T. XX 1885. p. 427.

gelijkheid moet dus toegegeven worden, dat deze stroom aan de buitenzijde dier drukgrens water opneemt, en dit aan hare binnenzijde weer afstaat. En dat dit ook tijdens krachtige worteldrukking geschieden kan, volgt rechtstreeks uit het feit, dat het protoplasma onder de volle drukking van den turgor staat en dus onder deze het water moet opnemen en afgeven. Men bedenke daarbij, dat de turgor minstens 6 of 7 atmospheren pleegt te bedragen en dus steeds veel grooter is, dan de drukking van het water in de worteltoppen, ook tijdens het sterkste bloeden of druppelen, ooit worden kan.

Keeren wij echter, na deze uitweiding, tot de beschrijving der protoplasma-stroomen terug. Deze hebben in de naar boven op elkander volgende cellen der kernscheede geenszins alle dezelfde richting; in sommige lag de opstijgende stroom aan de zijde, die naar het parenchym toegekeerd was, in andere aan de zijde, welke aan den vaatbundel grensde. Talrijke kleine en groote korreltjes, waaronder ook amyloplasten, werden op de gewone wijze door deze stroomen medegevoerd; eene beweging van de kern heb ik niet waargenomen. Terwijl deze kringvormige stroom zich langs de tangentiale en dwarsche wanden voortbewoog, zag ik op de radiale wanden een wisselend aantal van fijne verbindingsbanen. Deze waren steeds zeer steil, meestal smal en aan beide zijden scherp begrensd, en niet zelden vertakt. De snelheid, waarmede zich de stroom in deze zijbanen bewoog, was in het algemeen dezelfde als die van den hoofdstroom, doch wisselend. Ook de plaats der zijbanen was geenszins standvastig. Enkele zag ik zijdelings verschuiven, in andere hield de beweging op, of werd de baan zelfs geheel onzichtbaar. Deze stroomen gedroegen zich dus juist zoo, als de wandstandige circulatie-stroomen in vele andere plantencellen. Eene omkeering van de richting van den stroom heb ik echter nooit waargenomen.

Ten einde dit beeld volledig te maken, heb ik de cellen der kernscheede ook op tangentiale sneden onderzocht. Hier zag ik den hoofdstroom als een breeden, aan beide zijden onscherp begrensden band, en kon ik hem aan de beide einden der cel in zijne volle breedte van den eenen naar den anderen tangentialen wand zien overglijden, als ik de buis van het microscoop op de vereischte wijze verschoof. Soms was deze stroom even breed als de wand, soms was hij smaller. In dit laatste geval zag ik naast hem dezelfde fijne verbindingsbanen als op de radiale wanden. Dat de richting van den stroom in deze kleinere banen nu eens dezelfde, en

dan weer de tegenovergestelde was, als in het aangrenzend deel van den hoofdstroom, spreekt van zelf.

Hetzelfde beeld vertoonde mij de beweging van het protoplasma in de cellen der kernscheede op afstanden van 2-6 c.M. van het vegetatiepunt, dus tijdens de volledige ontwikkeling der kurkbanden, bij de volgende soorten: *Zea Maïs*, *Typha latifolia*, *Tradescantia rosea*, *Funkia cordata*, *Canna carnea*, *Limnanthemum cordatum*, *Menyanthes trifoliata*, *Calla palustris* en *Valeriana officinalis*. De waarnemingen vonden voornamelijk in radiale, doch bij verscheidene der opgenoemde soorten tevens ook in tangentiale sneden plaats, en gewoonlijk voor elke soort op eenige, tusschen 2 en 6 c.M. van den groeitop verwijderde plaatsen. Zij geven dus ten volle het recht tot de gevolgtrekking, dat het protoplasma in de cellen der kernscheede over de geheele of ten minste nagenoeg de geheele lengte van het zuigend deel des wortels op de beschreven wijze circuleert.

Thans willen wij de beweging van het protoplasma in de cellen der kernscheede van de eerste jeugd dezer cellen tot in den volwassen toestand volgen. Het belangrijkste resultaat daarbij is, dat deze beweging juist in dat gedeelte van den wortel het krachtigste is, dat voornamelijk met het opzuigen van water belast is. In de uiterste toppen der wortels van *Iris Pseudacorus* zijn de cellen der kernscheede een eindweegs hooger op nog dicht met protoplasma gevuld, dan die van het parenchym. Op een afstand van 0.5 c.M. van den top vond ik reeds overal in het schorsparenchym het protoplasma in circuleerende beweging. In de kernscheede waren echter de cellen zelfs nog op een 0.5 c.M. grooteren afstand dicht met korrelig protoplasma en talrijke kleine vacuolen gevuld, en kon ik hier dan ook geen stroomen van den inhoud waarnemen. Dit gelukte eerst nog eenige m.M. verder, nadat reeds in alle overige weefsels deze beweging duidelijk aangevangen had. Ongeveer op dezelfde hoogte waren op dwarsche doorsneden ook de vlekken van Caspary in eersten aanleg te zien; de circulatie wordt dus ongeveer gelijktijdig met de afzetting der kurkbanden duidelijk zichbaar. Tusschen 1.5 en 2.0 c.M. afstand van den top is de beweging reeds zoo ver gedifferentiëerd, dat ik de afzonderlijke trekken van het boven gegeven beeld daarin terug kon vinden; ook week de snelheid hier niet merkbaar van die in het daar behandelde stadium af.

Zoolang nu de vlekken van Caspary op de doorsnede duidelijk waarneembaar blijven, behoudt de beweging van het protoplasma

in deze cellen hare volle snelheid. Zoodra echter deze vlekken onscherp worden en beginnen te verdwijnen, neemt ook de intensiteit der beweging in de cellen der kernscheede af. Het verdwijnen der genoemde vlekken berust, zooals bekend is, op de afzetting van een kurklaagje, dat den geheelen wand bekleedt, en wijst dus eene zeer sterke vermindering aan van den waterstroom, die door de kernscheede heen uit het parenchym naar den vaatbundel gaat. Dit stadium vond ik op een afstand van ongeveer 7—8 c.M. van den top, de primordiale vaten waren hier reeds lang geheel voltooid en met water gevuld; de wijdere vaten van het xyleem waren nog protoplasma-houdend; hunne wanden vertoonden reeds duidelijke teekeningen, doch waren nog niet met houtstof doortrokken.

Ook op nog grootere afstanden van den top was de beweging van het protoplasma in deze cellen zichtbaar, ofschoon met zeer geringe intensiteit; evenzoo in het aangrenzend parenchym en in het pericambium. Zelfs op een afstand van 30 c.M. van den top kon ik in kernscheede-cellen, wier wand reeds sterk verdikt was, nog eene zwakke beweging, in zeer fijne banen, waarnemen.

Na deze uitvoerige beschrijving van de bewegingen in de cellen der kernscheede, kunnen wij de stroomen in de overige weefsels korter behandelen. In de epidermis, de endodermis en de verschillende lagen van het schorsparenchym is de beweging zichtbaar van het oogenblik af, waarop de cellen in voldoende mate uit den meristematischen toestand uitgetreden zijn. Zij blijft, naar het schijnt, aanwezig, zoolang de cellen nog een krachtig levenden inhoud bevatten, in het parenchym in elk geval tot ver voorbij het zuigend gedeelte des wortels. De beweging is steeds eene circuleerende, met fijne, wandstandige stroompjes, wier hoofdbaan, waar zij duidelijk onderscheiden is, evenals in de kernscheede, langs de tangentiale en dwarsche wanden om het celvocht rondloopt, terwijl op de radiale wanden schuine stroompjes van den eenen naar den anderen tangentialen wand vloeien en zoodoende de opstijgende en de neerdalende helft van den hoofdstroom nog verder verbinden. Met uitzondering van *Typha latifolia*, bij welke plant ik verzuimde hierop te letten, zag ik deze circulatie in de genoemde weefsels bij alle op blz. 198 opgenoemde soorten. Daarenboven vond ik haar ook in de jonge worteldeelen van *Lilium lancifolium*.

Voor het pericambium geldt hetzelfde als voor de kernscheede. Alleen zijn de cellen hier veelal langer en smaller, en treedt dus de in de richting der lengte-as loopende hoofdstroom meer op den

voorgrond, niet zelden zoo, dat de zijbanen op de radiale wanden geheel schijnen te ontbreken. De beweging komt dan met dien vorm overeen, dien men gewoonlijk rotatie noemt. De stroom gaat, tenminste in hoofdzaak, langs de tangentiale wanden naar omhoog en naar omlaag en buigt aan de eindwanden om. Bij de meeste der bovengenoemde soorten was hij zeer duidelijk zichtbaar.

Gaan wij thans over tot de beschouwing der protoplasmastroomen in het centrale gedeelte der jonge wortels, dat men met den naam van vaatbundel bestempelt. In de zuigwortels bezit deze nog slechts weinige, geheel voltooide en met water gevulde vaten. Deze ziet men op de dwarsche doorsnede aan de uiteinden der xyleemstralen liggen. Overigens bestaat het geheele xyleem nog uit protoplasma-houdende elementen, van welke sommige kort en breed zijn en later de groote vaten zullen vormen, terwijl de overige zeer lang en smal zijn en na het verlies van hun protoplasma tot houtvezels worden. In beide soorten van cellen vertoont de inhoud in deze periode eene levendige beweging. In de vaatcellen is deze eene centrale circulatie; een groote stroom beweegt zich in de as der cel en verdeelt zich aan de beide uiteinden in meer of minder talrijke banen, die het protoplasma langs den wand terugvoeren. In de vezels vloeit het protoplasma, in een levendigen stroom, in de richting der lengte-as, van het eene uiteinde naar het andere, om daar weer om te keeren. Reeds op een afstand van minder dan 1 c.M. van den top zijn deze bewegingen in beide soorten van cellen zichtbaar, terwijl hier ook de meer peripherisch gelegene, doch nog onvoltooide vaten circulatie vertoonen. Zonder twijfel is het jonge xyleem der worteltoppen het weefsel, waarin op overlangsche sneden de beweging van het protoplasma het eerst en het gemakkelijkst gezien wordt. Dit geldt voor alle door mij onderzochte soorten, zoowel monocotyle als dicotyle.

De beschreven waarnemingen leeren, dat in de zuigwortels de beweging van het protoplasma in alle weefsellagen krachtig ontwikkeld is, en dat zij in zoodanige richting plaats vindt, dat men haar zonder aarzelen als geschikt mag beschouwen, om het door de wortelharen en de overige opperhuidscellen opgezogene water tot in het binnenste van den vaatbundel te geleiden. In dit opzicht moet ik er vooral op wijzen, dat de krachtigste en breedste stroomen voornamelijk langs de tangentiale en horizontale wanden in een gesloten kringloop voortschuiven. Op de radiale wanden worden de opstijgende en de afdalende helften van deze stroomen daar-

enboven nog door talrijke smalle en dus ondergeschikte zijbanen verbonden. Vooral in de kernscheede, waar het water voorbij de kurkbanden gevoerd moet worden, is dit beeld der beweging goed ontwikkeld; in het parenchym is het verschil tusschen de stroomen op de tangentiale en de radiale wanden niet altijd even duidelijk te zien.

De voorstelling, dat het water uit de wortelharen door het schorsparenchym, de kernscheede en het pericambium heen, door stroomend protoplasma tot in den vaatbundel vervoerd wordt, vindt dus in de feitelijk aanwezige richting dezer stroomen den vereischten steun.

(Maandblad voor Natuurwetenschappen, 1886, No. 4, blz. 53.)

OVER DE GEOGRAPHISCHE VERSPREIDING VAN STRATIOTES ALOÏDES L.

Voor de kennis van onze flora is niet alleen de lijst der inlandsche plantenvormen en de kennis hunner verspreiding in Nederland noodig; men behoort ook de verspreiding onzer inlandsche planten buiten ons vaderland te kennen. Vereenigd met de betrekkelijk weinige geschiedkundige gegevens omtrent den invoer in Nederland van thans aldaar in het wild groeiende planten, moet de kennis der geographische verspreiding der inlandsche soorten leiden tot een juiste opvatting van de betrekking van onze flora tot die van andere, vooral aangrenzende landen. Eerst de studie dezer betrekking kan tot een rationeele kennis van de eigendommelijkheden van onzen plantengroei voeren.

Voor onze flora zijn, voor zoover mij bekend is, rechtstreeksche onderzoekingen in deze richting nog niet bekend gemaakt. Voor de flora van Engeland is deze methode reeds met goed gevolg door Watson in zijne Cybele Britannica aangewend. In dit werk, als ook in de algemeenere werken over plantengeographie, vooral in A. De Candolle's Géographie botanique raisonnée zijn vele belangrijke feiten verzameld omtrent planten, die ook in ons vaderland voorkomen, waardoor deze werken een zeer geschikt uitgangspunt voor de hier bedoelde onderzoekingen vormen.

In deze verhandeling heb ik, voor een enkele inlandsche soort, alle gegevens omtrent de geographische verspreiding, die ik heb kunnen vinden, bijeen gebracht. Ik heb daartoe een plant uitgekozen, van welke reeds uit een oudere verhandeling van Nolte 1) bekend was, dat hare geographische verspreiding zeer merkwaardige bizonderheden opleverde, en omtrent welker voorkomen in ons vaderland eenige punten aan een nader onderzoek behoorden onderworpen te worden.

Stratiotes aloïdes L. is een tweehuizige plant, die in de meeste streken van ons vaderland uiterst algemeen voorkomt. Zij behoort

---

1) E. F. Nolte. Botanische Bemerkungen über Stratiotes und Sagittaria, Kopenhagen 1825 pp. 44, mit 2 Kupfertafeln (4°). Daar ik deze verhandeling op de volgende bladzijden dikwijls te citeeren zal hebben, zal ik haar door een enkele letter: N. aanduiden.

niet tot de kritische soorten, en is daarom voor een geographische onderzoeking zeer geschikt. Van deze soort hebben de mannelijke en vrouwelijke exemplaren elk hunne bizondere geographische verspreiding: in sommige landen vindt men alleen vrouwelijke, in andere alleen mannelijke voorwerpen, terwijl slechts in weinig landen beide geslachten te zamen voorkomen. De mogelijkheid hiervan vindt hare verklaring daarin, dat de vermenigvuldiging der plant voornamelijk langs ongeslachtelijken weg plaats vindt, en wel door uitloopers en door zich van de moederplant vrij makende knoppen, zooals zulks uitvoerig door Nolte in zijne aangehaalde verhandeling en later door Th. Irmisch (Bot. Zeitung 1859 p. 356, en Flora 1865 p. 81) beschreven is.

Ons vaderland behoort tot die weinige, voor de studie dezer, ook in andere opzichten zoo merkwaardige plant, bevoorrechte landen, waar beide geslachten aangetroffen worden. Van dit feit wordt echter slechts op een enkele plaats in de litteratuur over onze flora melding gemaakt, terwijl volgens de opgaven van oudere Flora's (zie o. a. van Hall, Flora Belgii septentrionalis 1825) alleen vrouwelijke planten in ons vaderland zouden worden aangetroffen. De meeste inlandsche locale flora's vermelden niets omtrent het geslacht der in haar gebied aangetroffen exemplaren van *Stratiotes*. De meening dat vrouwelijke planten bij ons algemeen, mannelijke daarentegen zeer zeldzaam zijn, wordt ook nog bevestigd door een mededeeling van Prof. Oudemans, in zijn Flora van Nederland, 1e Ed. 1862. III. p. 101, dat het hem nooit gelukte mannelijke exemplaren van *Stratiotes* te vinden.

Voordat ik de nadere bizonderheden hieromtrent uiteen kan zetten, wil ik den bouw der bloemen, en de wijze waarop deze door oudere schrijvers opgevat werd, met enkele woorden in herinnering brengen.

In de oksels van enkele bladen der roset treft men 1—2 Dcm. lange, saamgedrukte bloemstelen aan, wier top binnen twee groote, groene, aan elkander tegenovergestelde schutbladen de bloeiwijze draagt. De vrouwelijke bloeiwijze bestaat meestal uit één bloem; slechts een enkele maal trof ik twee bloemen in ééne bloeiwijze aan (1867; bij 's Gravenhage). In andere streken schijnen echter vrouwelijke bloeiwijzen met twee, drie of meer ovariën algemeen te zijn (volgens Trev, Commerc. litter. Norimb. 1731, p. 166 en Gilibert in Grodno 1782, beide door Nolte l. c. p. 121 geciteerd). In Duitschland wordt de vrouwelijke bloem nog door een bizonder, vliezig schutblad gesteund; zoo er meer bloemen

zijn, heeft elk een afzonderlijk zoodanig schutblad. (Nolte l. c. p. 30); bij ons daarentegen treft men dit orgaan niet aan; en in de eenige bloeiwijze met twee vrouwelijke bloemen, die ik aantrof, bevindt zich alleen om de jongste bloem nog een afzonderlijk vliezig schutblad.

De mannelijke bloeiwijze bevat daarentegen steeds verscheidene bloemen, elk door een afzonderlijk vliezig schutblaadje gesteund. Van deze bloemen zag ik er nooit meer dan één tegelijkertijd bloeien. De vrouwelijke bloem heeft een onderstandig vruchtbeginsel en is zoo kort gesteeld, dat de slippen van het bloemdek op de hoogte van de toppen der beide schutbladen ontspringen. De mannelijke bloem is, zoolang zij ongeopend is, eveneens op een kort steeltje gezeten; dit bestaat uit vaatbundels met spiraalvaten, en uit tafelvormig afgeplatte parenchymcellen, door een kleincellige epidermis omgeven. Den dag voor het ontluiken der bloem strekken zich al deze cellen zeer sterk en verheffen het bloemdek daardoor binnen zeer korten tijd tot op een afstand van 1-2 Cm. van de toppen der beide schutbladen. De bloeiende mannelijke bloemen verheffen zich dus veel verder buiten de scheede dan de vrouwelijke, en door dit kenmerk is het gemakkelijk de bloeiende planten der beide geslachten reeds op een afstand van elkander te onderscheiden.

De bloemen bezitten rondom de geslachtsorganen, die het midden der bloem innemen, een krans van 20-30 honigkliertjes, die uit het bloemdek ontspringen, en min of meer den vorm van meeldraden hebben, daar zij schijnbaar uit een geel helmknopje en een klein helmdraadje bestaan; dit laatste zondert, zooals Sprengel (Das entdeckte Geheimniss, 1793. p. 441) reeds aangetoond heeft, aan hare oppervlakte honig af. Deze honigkliertjes werden door Linnaeus (Genera plantarum 1754 p. 238 No. 607) en vele anderen, die, even als hij, slechts de vrouwelijke plant kenden, voor ware meeldraden aangezien, tengevolge waarvan door hem de plant als tweeslachtig beschouwd en onder de Polyandria (Ordo Hexagynia) gerangschikt werd.

Dat deze beschouwing onjuist is, is door Nolte in zijn uitvoerige reeds aangehaalde verhandeling ten duidelijkste aangetoond; stuifmeelkorrels worden door deze organen nooit gevormd 1) en ook de mikroskopische bouw van het parenchymweefsel van hun

1) Echter geven Hooker and Walter-Arnott, British Flora 1860 p. 425 op: „The flowers are dioecious, but sometimes the stamens on the fertile flower become perfect.”

bovenst gedeelte toont geen overeenkomst met den bouw van de helmknoppen in het algemeen, zoodat deze organen ook eer als aanhangselen van het bloemdek dan als geaborteerde meeldraden moeten beschouwd worden. Hiervoor pleit ook de waarneming, dat zij in de mannelijke bloemen juist denzelfden vorm en stand vertoonen als in de vrouwelijke.

Deze onjuiste opvatting levert echter voor de geographische onderzoeking en belangrijk voordeel. De schrijvers toch, die slechts de vrouwelijke plant kenden, beschreven haar als hermaphrodiet, en daar deze opvatting niet mogelijk is voor hen die of alleen de mannelijke plant, of beide vormen kennen, zoo mag men omgekeerd uit zulk een beschrijving afleiden, dat zij slechts de vrouwelijke plant kenden. Hebben zij de planten in hun streek voldoende onderzocht, dan blijkt dus uit de opstelling van *Stratiotes* onder de Polyandria, of de opgave dat hare bloemen tweeslachtig zijn, dat in de streek waar zij de soort vermelden, slechts vrouwelijke planten voorkomen. Deze reeds door Nolte gemaakte opmerking zal in het vervolg dezer verhandeling meermalen toegepast worden.

Wanneer de vrouwelijke bloem uitgebloeid is, en er geen stuifmeel op hare stempels gekomen is, blijft het ovarium doorgroeien en vormt het een vrucht, die natuurlijk geen kiembare zaden bevat. Met het ovarium groeit ook de vruchtsteel uit, en buigt zich krom, zoodat hij de vrucht tusschen de beide schutbladen naar beneden dringt. Deze kromming bedraagt volgens mijne waarnemingen in ons vaderland 90° of meer; in Denemarken daarentegen buigt de vruchtsteel der onbevruchte vruchten zich niet, of in enkele gevallen zeer weinig, volgens Nolte's onderzoekingen (l. c. p. 37) [1]).

1) Het is wellicht niet van belang ontbloot er op te wijzen, dat de beschrijvingen dezer plant, die door verschillende onderzoekers op verschillende plaatsen vervaardigd zijn, niet in alle punten met elkander overeenstemmen. Zoo b.v. in het zeldzaam of algemeen voorkomen van twee of meer ovariën in éėne bloeiwijze, in de aanwezigheid of afwezigheid van een vliezig schutblad aan den voet der vrouwelijke bloem, in de ombuiging der onbevruchte vruchten. Zoo beeldt Reichenbach, Iconogr. Europ. 1845 VII, p. 32 de mannelijke plant met twee bloeiende bloemen en een bijna geopende knop op reeds uitgegroeiden bloemsteel in één bloeiwijze af, terwijl bij ons, zoover mij bekend is, in de mannelijke inflorescentie telkens slechts één bloem tegelijk bloeit. Ook zijn zijn vrouwelijke bloemen lang gesteeld boven de spatha, terwijl in de bij ons voorkomende exemplaren de bloem met het ondereind van 't perigonium beneden de toppen der schutbladen blijft.

Misschien zal een nauwkeuriger onderzoek dezer punten tot het erkennen van bepaalde geographische rassen leiden.

Deze vrucht is even als het ovarium zeshoekig en bevat zes hokjes, met een kleurlooze heldere, slijmige stof gevuld, waarin, in elk hokje meest vijf eitjes gelegen zijn. Heeft echter bestuiving plaats gevonden, zoo zwelt het ovarium sterk aan, en de vruchtsteel buigt zich geheel om, zoodat de vrucht tusschen de schutbladen door tegen den algemeenen bloemsteel wordt aangedrukt. In zulke vruchten ontwikkelen zich de eitjes tot zaden, die langwerpig, een weinig gekromd zijn, en in een dubbel zaadhulsel een sterk ontwikkeld kiemwit en een kleine kiem bevatten. Is de bestuiving onvoldoende geweest, zoo neemt de vrucht in vorm en richting een tusschentoestand tusschen de beide aangegevene aan. (Zie hierover behalve Nolte: Klinsmann, Bot. Ztg. 1860 p. 81 en Irmisch, Flora 1865 p. 81, waar ook waarnemingen omtrent de ontkieming medegedeeld zijn.)

Ik ga nu tot mijn eigenlijk onderwerp over.

Buiten Europa wordt *Stratiotes aloïdes* L. alleen in westelijk Siberië (Ledebour, Flora Rossica 1853 IV p. 46) gevonden [1].

In Noord- en Midden-Europa is de plant op de meeste plaatsen zeer algemeen, in Zuid-Europa daarentegen zeldzamer. Nolte geeft aan, dat zij niet zuidelijker dan 50° NB. groeit, (l. c. p. 31) doch deze bewering kan thans niet meer volgehouden worden, daar zij deels in zuidelijker streken aangeplant is, deels ook als wild opgegeven wordt.

De noordelijkste plaats waar *Stratiotes* gevonden wordt, is Ofoten in Noorwegen (68° NB.): Gunner, Flora Norvegica 1766. II, p. 74. In de omstreken van Upsala vindt men slechts de vrouwelijke plant: Ehrhart, Beiträge II p. 171; Wahlenberg, Flora Upsaliensis p. 336 (N. p. 31). Ook Hartman, Flora Scandin. p. 355 (N. p. 31) geeft voor geheel Noorwegen en Zweden slechts de vrouwelijke plant aan. Volgens Wahlenberg wordt zij in Zweden zelden bloeiend aangetroffen en vermeerdert zij zich daar hoofdzakelijk door uitloopers. Op het eiland Oeland ontbreekt S. terwijl zij op de tegenoverliggende kust, in de omstreken van

---

1) Endlicher, Genera plantarum 1835—1840, p. 160.

De eenige opgave van *S.* buiten Europa en westelijk Siberië, die mij bekend geworden is, vindt men in A. de Candolle, Géographie botanique raisonnée 1855. Deze zegt, p. 714. „Le *Stratiotes aloïdes L.* croît naturellement aux Moluques, à Java et au Malabar (Kunth, Enum. III, p. 8)." Slaat men echter deze plaats in de Enumeratio van Kunth op, zoo vindt men *Pistia Stratiotes L.* vermeld, en geenszins *Stratiotes aloïdes L.*, waaruit blijkt dat de opgave van De Candolle op een vergissing berust.

Kalmar aangetroffen wordt: Sjöstrand, Calmar läns och Oelands Flora 1863, p. 340.

In Rusland is S. zeer verspreid. Ledebour, Flora Rossica 1853 IV, p. 46 geeft haar op: „In parte septentrionali: Fennia; in media: Petropoli, Livonia, Curonia, Lithuania, Warsavia, Volhynia, Kursk, Mosqua, Pensa, Saratow et Perm; in australi: Podolia, prope Jekaterinoslaw et ad Tanain, in provinciis caucasicis ad flumen Terek; in Sibiria uralensi (prope Slatoust) et altaica." Hij geeft echter niet op, of op deze plaatsen mannelijke of vrouwelijke of wel beide soorten van exemplaren gevonden worden. Ook de oudere, door Nolte l. c. p. 31 aangehaalde schrijvers vermelden niets omtrent het voorkomen der beide geslachten. Op het oostelijkste (Sibiria altaica) en zuidelijkste (Kaukasië) punt dezer opgave is S. echter waarschijnlijk genaturaliseerd, daar zij aldaar in oudere Flora's niet vermeld wordt. Bieberstein, Flora taurico-caucasica 1808 en Meijer et Bunge, Flora altaica 1833. In Volhynie vond Besser, Enum. plant Volh. p. 38 (N. p. 32) haar dioecisch; in Lithauen, Gilibert, Flora Lithuan, Collect. V, p. 321 (N. p. 32) komen waarschijnlijk beide geslachten voor. Linné vond S. aan de rivier Kemi in Lapland: Flora Lapponica 1737 p. 180, doch zeldzaam.

In Engeland komt S. algemeen voor in de lage vlakte om Lincoln, York, Cambridge, in Chester en Norfolk, waar zij uitsluitend vrouwelijk is: J. E. Smith, Flora Britannica II. 1800 p. 579; Smith, English Botany 1797. Sowerby, English Botany 1795 IV, p. 379, Watson, Cybele Britannica II, 1849, p. 473 geeft haar voor Engeland tusschen 52° en 54° NB. op („South limit in Suffolk, Northampton; north limit in York, Lancaster"). Volgens dezelfde autoriteit is zij op verscheidene plaatsen, waar zij nu algemeen is, oorspronkelijk aangeplant, ook buiten haar oorspronkelijk gebied, b.v. in Surrey. (Zie ook Bentham, Handbook of the British Flora 1866 p. 448). Op het eiland Wight is zij genaturaliseerd: Bromfield, the Phytol. 1849, p. 560 (volgens A. De Candolle, Géographie botanique 1855 p. 633).

In Schotland vermelden Hooker, Flora Scotica 1821 p. 171 en Gréville, Flora Edinensis 1824 p. 122 (N. p. 32) haar als hermaphrodiet, waaruit blijkt dat ook hier slechts de vrouwelijke plant aangetroffen wordt. Algemeen schijnt zij in Schotland niet te zijn; bij Forfar, waar zij vroeger ontbrak, is zij voor 1833 genaturaliseerd: Graham in Flora 1833 II, p. 441. Evenzoo bij Duddingston

en Cluny: Hooker and Walker-Arnott, British Flora, 1860, p. 425.

In Ierland wordt S. tusschen 54° en 56° NB. gevonden, dus in de noordelijke helft, doch „very local, and probably not indigenous": D. Moore and A. G. More, Contributions towards a Cybele Hibernica 1866, p. 278.

In Nederland is de S. zeer algemeen, de vrouwelijke exemplaren zijn, ten minste op vele plaatsen, veel algemeener dan de mannelijke; de bizondere groeiplaatsen zal ik later bespreken.

In België geeft Crépin, Manuel de la Flore de Belgique 1866, p. 298 van haar op: „Région septentrionale, mais paraît manquer à l'Est; zone calcareuse: St. Ghislain, Ghlin, Quaregnon." Roucel, Flore du Nord de la France I, p. 439 (N. p. 33) geeft haar in Brabant en Vlaanderen op, doch vond slechts de mannelijke plant.

In Frankrijk schijnt zij slechts genaturaliseerd voor te komen Rondom Parijs ontbrak zij in 1776: Bulliard, Flora Parisiensis; in 1811 onderzocht Richard haar in de nabijheid van Parijs in den botanischen tuin van Trianon (Richard, Mémoires sur les Hydrocharidées, in: Mémoires de l'Institut, 1811, II p. 26 et 27) en vond haar slechts mannelijk. Later werd zij bij Marly en Meudon, beide in de omstreken van Parijs genaturaliseerd; doch ook hier komen, volgens Adr. de Jussieu, slechts mannelijke exemplaren voor (A. de Candolle, Géogr. botan. 1855 p. 714). Grenier et Godron, Flore de France 1856 III, p. 308 vermelden haar om Rijssel. Zuidelijker dan Parijs kwam zij in 1825 volgens Nolte, l. c. p. 33 niet voor. Boreau, Flore du centre de la France 1857 II, p. 639 geeft haar op: „Naturalisée à la Pontlieue près Le Mans dans les fossés, d'où elle a gagné la rivière d'Huîne. Je l'ai placée dans l'étang St. Nicolas à Angers; Gilibert l'indique dans les étangs de Bellegarde (Loire)." Om Moulins zeldzaam: Migout, Flore du département de l'Allier 1866, p. 297. Om Bordeaux, De Candolle, Botanicon gallicum, I, 1828, p. 436.

In Luxemburg ontbreekt S.: F. A. Tinant, Flore Luxembourgeoise 1836.

In Spanje wordt zij in de provincie La Mancha, in het midden van het schiereiland gelegen, aangetroffen: Willkomm et Lange, Prodr. Florae Hispaniae I, 1861 p. 160, doch is hier, daar zij in andere opgaven ontbreekt, waarschijnlijk niet inheemsch. In de Flora de Cataluna van A. C. Costa (1864) wordt S. niet vermeld.

In Italië wordt S. slechts bij Mantua en Ferrara, dus in de Lombardische vlakte aangetroffen, en komt zij op beide plaatsen

in zeer groote hoeveelheid voor: Bertolini, Flora Italica. Vol. V 1842 p. 440 en Parlatore, Flora Italiana 1858 III, p. 580. Bertolini noemt haar onder de Polyandria; en Parlatore vermeldt, dat hij op deze groeiplaatsen slechts vrouwelijke exemplaren aantrof.

In Denemarken en Noord-Duitschland is S. overal zeer algemeen, en wel in beide geslachten, ofschoon de mannelijke en vrouwelijke exemplaren niet overal even algemeen zijn. De groeiplaatsen in deze streek waren tijdens Nolte reeds zoo volledig bekend, dat ik aan de samenstelling van Nolte slechts weinig toevoegen kan.

In de Flora Danica van Oeder, II fasc. 6 p. 7 Tab. 337, vindt men S. vermeld: Algemeen bij Marschen; in Holstein en Oldenburg; Seeland, Farumsoë, zeldzamer bij „Molendina Chartarum." Op het vaste land komen beide geslachten voor, doch het mannelijke zeldzamer dan het vrouwelijke; op Seeland komen alleen vrouwelijke individuën voor.

Voor Noord-Duitschland stelde Nolte, l.c. p. 32, de volgende citaten te zamen:

„Im Herzogthum Oldenburg, Oeder, Flor Dan. fasc. 6 pag. 7. Im Bremischen, Roth, Verzeichniss p. 156, Ehrhart, Beiträge 3, p. 28. Im Lüneburgischen, Ehrhart, Beiträge 3, p. 28.

„In Westphalen, Wohlleben, in Hoppe, bot. Taschenbuch 1797 p. 80. In Holstein, Weber (Wiggers) Primit. Flor. Holsat. p. 41.

„In Lauenburg fand ich sie nicht nur sehr häufig in beiden Formen an der Elbe, sondern auch in allen grösseren und kleineren Landseen, die hier so zahlreich sind.

„Um Braunschweig fand sie Chemnitz, Index plant. p. 48, so auch Fabricius, Enumerat. plant. hort. Helmstad., p. 19.

„Bei Barby giebt Scheller sie an, Flora Barbiens. p. 127. Bei Wittenberg: Schkuhr, Botan. Handbuch. 4. p. 283, und auch an diesen drei letzten Orten findet sie sich in beiden Formen.

„In Meklenburg: Timm, Flora Pommerana No. 347 und Rostkovius et Schmidt, Flora Sedinens, p. 393.

„Um Berlin: Zinn, Cat. plant. hort. Goetting. p. 113 und Von Schlechtendal, Flora Berolin. I p. 511.

„Um Spandau: Sprengel, Entdecktes Geheimniss. p. 442.

„Bei Havelberg: Joachimi, in Hoppe, bot. Taschenbuch, 1794 p. 99.

„In Preussen findet sie sich nach Gottsched, Flora Borussica p. 11, um Königsberg nach Hagen, Preussens Pflanzen. Tom. 2 p. 313; um Danzig nach Trev. Commerc. litt. Norimberg. 1731, p.

165, und zwar in beiden Formen, so auch nach Reyger, Flora Gedanensis, p. 191."

In het oostelijke gedeelte van deze streek zijn mannelijke exemplaren algemeener dan vrouwelijke, gelijk uit de uitvoerigere opgaven van Nolte blijkt; hetzelfde bevestigt voor de omstreken van Frankfort a. d. Oder: Bergen, Ephemerid. Nat. curios. 1761, T. 2, p. 151 (N. p. 33) en om Danzig: Klinsmann, Bot. Ztg. 1860, p. 81.

Meer zuidelijk komt S. slechts aangeplant voor. Ten zuiden van Coblentz, in Baden en den Elzas ontbrak zij vroeger geheel: Gmelin, Flora Badensis, Alsatica et confinium regionum 1826. Sedert is zij genaturaliseerd bij Offenbach, waar zij thans zeer algemeen is; volgens Reichenbach, Iconogr. Europaea 1845 VII, p. 32, en Koch, Synopsis Flor. Germ. et Helv. 1857 p. 579. Evenzoo bij Würzburg: Schenck, Flora von Würzburg 1848, p. 146. In de Ober-Lausitz is zij niet zeldzaam, doch bloeit er nooit: Burkhardt, in Flora 1835 p. 98.

In Zwitserland ontbreekt zij: J. R. Suter, Flora Helvetica 1842; Koch, Synopsis Florae Germ et Helv. 1857, p. 579.

In het oosten van Duitschland en Oostenrijk gaat S. zuidelijker. Om Breslau geeft Mattuschka, Flora Silesiaca 1, p. 498 (N. p. 33) en aan de Donau in Oostenrijk Host. Synops. plant. Austr. p. 536 haar aan. In Silezië is zij zeer algemeen volgens Krocker, Flora Silesiaca, 1815. III, p. 332. In Galicië: Besser, Primit. Florae Galic. II, p. 321 (N. p. 33). In Galicië, Bukowina, enz.: Verhandl. d. kk. zoöl. bot. Gesellsch. in Wien 1861 XI, p. 33. Bij Lemberg: Tomaschek, Ibid. XII, p. 889. Bij Linz, Ottersheim, Steyregg, in moerassen en takken van den Donau, Brittinger Flora von Ober-Oesterreich, Ibid XII, p. 1001. Bij Teschen: Kolbenheyer, Ibid. XII, p. 1196. In moerassen bij de March: Knapp, Ibid. XV 1865 p. 112. Aan de Drau: Kanitz, Ibid XIII 1863, p. 63. Op verscheidene plaatsen in Slavonië: v. Müggenburg, Kanitz und Knapp, Ibid. XVI, 1866, p. 84. Ontbreekt daarentegen in Dalmatië: De Visiani, Flora Dalmatica 1842. Op een groot aantal plaatsen in Zevenbergen: M. Fuss, Flora Transsylvaniae 1866, No. 2732, doch slechts sporadisch: Schur, Enum. plant. Transsilvaniae, 1866, p. 629.

Vat men de resultaten van al deze citaten zoo overzichtelijk mogelijk samen, dan blijkt dat S. in hare geographische verspreiding beperkt is tot Midden- en Noord-Europa en westelijk Siberië; dat zij in Westelijk Europa niet zuidelijker dan 50° NB., tenzij aangeplant (tot 40° NB.), en in Oostelijk Europa tot aan 43° NB. (Slavonië, Terek) voorkomt.

Omtrent de verspreiding der beide geslachten zijn nog verscheidene punten voorloopig niet geheel uitgemaakt, doch kan men het volgende vaststellen.

In Noorwegen en Zweden, en op het eiland Seeland in Denemarken; evenzoo in Engeland en Schotland, komt slechts de vrouwelijke plant voor; terwijl S. in Ierland waarschijnlijk slechts genaturaliseerd is. Ook op Wight is zij aangeplant.

In België vindt men slechts de mannelijke plant; zoo ook in Noord-Frankrijk. Rondom Parijs en nog zuidelijker in Frankrijk ontbrak zij vroeger, doch nu is zij op vele plaatsen genaturaliseerd; alleen de mannelijke plant wordt vermeld. In Spanje, waar zij vroeger eveneens ontbrak, wordt zij thans op een enkele plaats vermeld. Welk der beide geslachten hier voorkomt, wordt niet opgegeven.

Dit West-Europeesche gebied (Spanje, Frankrijk, België) van *Stratiotes* is slechts in het Noorden met het overige gebied dezer soort verbonden; doch aan de oostzijde door een vrij breede, samenhangende landstrook, waarin zij ontbreekt, er van afgescheiden (Oost-België, Luxemburg, Elzas en Baden, Zwitserland, Noord-West-Italië). Eerst veel verder oostelijk wordt de soort weer vrij algemeen aangetroffen, zonder dat men weet of zij inheemsch of aangeplant is.

In Nederland, Denemarken, Noord-Duitschland en waarschijnlijk de daaraan grenzende streken van Rusland (Lithauen, Volhynië) komen beide geslachten voor. In Nederland en Denemarken zijn de vrouwelijke planten algemeener, in het midden der genoemde landstreek (Lauenburg) zijn beide geslachten ongeveer even algemeen, en nog oostelijker is het mannelijke geslacht het heerschende.

In Zuid-Duitschland wordt de plant in genaturaliseerden toestand aangetroffen.

In het oostelijk gedeelte van Oostenrijk en in Hongarije gaat de plant zuidelijker, doch het is onbekend of hier slechts één geslacht dan wel beide groeien. Deze streek, de Hongaarsche vlakte, vormt een geheel afgesloten gebied, dat door geen rivieren of lage streken met de Noord-Duitsche vlakte samenhangt. Alleen door het lagere gedeelte van den Donau en het op sommige plaatsen zeer smalle omliggende vlakke land hangt zij met de Russische vlakte samen. In Rusland en westelijk Siberië is S. zeer verspreid, doch ook hier ontbreken opgaven omtrent het geslacht.

In Italië komt zij slechts in de vlakte van de Po voor, en wel alleen vrouwelijk.

Noord-Duitschland, het vasteland van Denemarken en Nederland vormen dus de eenige plaats van welke men weet dat beide geslachten er inheemsch worden aangetroffen. Tevens is deze streek het middenpunt van het geographisch gebied van *Stratiotes* en een nauwkeuriger discussie van het voorkomen in de omliggende landen zal, naar ik meen, als van zelf tot de overtuiging voeren, dat de verspreiding van S. van deze of de aangrenzende streken uit heeft plaats gehad; en dat deze dus als het middenpunt van verspreiding, als het eigenlijke vaderland van deze plant beschouwd moeten worden.

1. De Deensche eilanden, Zweden en Noorwegen hebben slechts vrouwelijke planten.

2. In het midden van Engeland en Schotland komen slechts vrouwelijke planten voor, van daar zijn zij naar het Zuiden en Noorden en waarschijnlijk ook naar Ierland overgebracht.

3. De vlakte van de Po vormt een volkomen (door bergen en hoogvlakten) afgesloten gebied en heeft slechts vrouwelijke planten.

Voor deze drie afdeelingen van het gebied van S. is het onmogelijk, niet aan te nemen dat de plant er te eeniger tijd is ingevoerd en dat zij zich langzamerhand, hetzij door natuurlijke omstandigheden; hetzij plaatselijk, door behulp van menschen, verspreid heeft. In Engeland pleiten daarvoor o. a. de talrijke naturalisatiën, waarvan het geschiedkundig bericht bewaard is gebleven.

Zeer waarschijnlijk wordt deze meening ook door de vergelijking met een volkomen overeenkomstig feit bij een verwante soort; ik bedoel de verspreiding van *Elodea canadensis* Mich. in Engeland, Nederland, Duitschland en andere Europeesche landen, van welke soort de invoer uit Amerika nog betrekkelijk kort geleden en met volkomen zekerheid bekend is.

4. België bezit slechts mannelijke planten; in Frankrijk is S. slechts aangeplant, en vindt men voor zoover bekend is eveneens alleen het mannelijke geslacht; in Spanje komt S. op één plaats voor, waar zij waarschijnlijk eveneens genaturaliseerd is.

Het gemis van het eene geslacht maakt ook voor België de naturalisatie waarschijnlijk.

5. De Hongaarsche vlakte vormt, gelijk ik reeds opmerkte, een geheel afgesloten gebied, en is slechts middellijk verbonden met

6. De Russische vlakte; deze hangt westelijk met de Noord-

Duitsche te zamen; op de oostelijke grenzen van het gebied schijnt S. zich nog steeds verder te verspreiden. Voor beide landstreken ontbreken de opgaven omtrent het geslacht.

In het midden van het Noordduitsche gebied komen beide geslachten ongeveer even veel voor, terwijl naar Nederland en Denemarken de mannelijke, naar het oosten de vrouwelijke individuen zeldzamer worden. Dit feit maakt het voorloopig waarschijnlijk dat in Rusland en Hongarije ook alleen mannelijke planten voorkomen.

Wellicht heeft S. zich ook naar de Noord-Duitsche, Russische en Hongaarsche vlakte van één gemeenschappelijk middenpunt uit verspreid, dat dan in het Karpathisch gebergte kan gelegen hebben, en heeft hare verspreiding van daaruit in het laatste gedeelte van het diluviale tijdperk plaats gevonden, toen de tegenwoordige vlakke streken van Midden-Europa voor land- en zoetwaterplanten bewoonbaar werden; het gebergte echter voor planten der vlakte onbewoonbaar werd. Doch de voortzetting dezer beschouwing zou te ver in het gebied der hypothesen voeren; genoeg zij het met waarschijnlijkheid vast te kunnen stellen, dat het middenpunt van verspreiding van *Stratiotes aloïdes* in Noord- of Oost-Duitschland moet gezocht worden, dat zij dus tot de typische planten der Noord-Duitsche flora behoort.

Ik kom nu tot het laatste te behandelen punt, namelijk de verspreiding van S. in ons vaderland.

In 1781 gaf De Gorter in zijne Flora VII Provinc. Belgii foederati p. 144 No. 434 een vrij volledige opnoeming van groeiplaatsen, die van veel belang is, daar hij nog slechts de vrouwelijke plant kende, deze als hermaphrodiet beschouwde en onder de Polyandria opnoemt. Ik laat daarom hier zijn opgave woordelijk volgen.

„*Stratiotes aloïdes L.* Ruiterskruid. Zeer gemeen in vele slooten in de Betuwe, en in de Grift tusschen Nijmegen en Arnhem; in den Ouden IJssel bij Uilenpas, in de slooten bij Gouda, Oudewater, Haastrecht, Haarlem, buiten 's Hage langs den weg naar Wassenaar, in de graafschappen Cuilenburg, Leerdam, Buuren, bij Wijk bij Duurstede, Veenendaal, Hardenbroek, Maarsen, Zuilen, Abcoude, Lopik en elders in de prov. Utrecht; in de wouden en op de kley in Friesland, ook veel in de prov. Overijssel en Groningen; en bij Zwartsluis in Drenthe." Een gedeelte dezer groeiplaatsen vindt men reeds in De Gorter's Flora Belgica 1767 p. 151. No. 439 vermeld. Voor Friesland is dit citaat overgenomen uit Meese, Flora Frisica 1760 p. 34, die S. veel in de wouden, doch minder in de

kleistreek aantrof; in deze provincie wordt zij ook vermeld door Bruinsma, Flora Frisica 1840 p. 134 en 139. Verder vond ik in latere Flora's de volgende groeiplaatsen:

In Overijssel: Kampen, Prodr. Flor. Bat. I. 1850, p. 252.

In Gelderland: slooten in de Ooy, te Persingen, Neerbosch, Hatert en Valburg; in de Grift te Lent: Gevers Deynoot et Abeleven, Flora Noviomagensis 1848 p. 104.

In Utrecht: Zeist, Achttienhoven, Westbroek, Jutphaas: Gevers Deynoot, Flora Rheno-Trajectina 1843, p. 114.

In Zuid-Holland: algemeen bij Leiden: Molkenboer et Kerbert, Flora Leidensis 1840 p. 262. Te Nootdorp bij Delft, om Rotterdam, Overschie, Schiedam, Nieuwerkerk, IJsselmonde, Flor Bat. II 1807, No. 97.

In N. Brabant: Heusden, Prodr. Flor. Bat. l. c.

In de omstreken van Maastricht ontbreekt zij: Dumoulin, Guide au botaniste dans les environs de Maastricht 1868.

Evenzoo op de Noordzee-eilanden: Holkema, Plantengroei der Nederl. Noordzee-eilanden 1870. Is dit het gevolg van ongunstige ongesteldheid van den bodem voor haar groei; of daarvan dat zij eerst na de afscheiding dier eilanden in ons vaderland gekomen is? evenals dit bij andere uit Amerika of elders bij ons ingevoerde en op de eilanden ontbrekende soorten het geval is (b. v. *Oenothera muricata*, uit Amerika, De Candolle, Géogr. botan. 1855, p. 725; *Linaria Cymbalaria* uit Zuid-Europa, l. c. p. 675 e. a.)

In Zeeland ontbreekt zij eveneens: R. B. van den Bosch, Enumeratio Zeelandica, in: Tijdschrift voor Nat. Geschied. en Physiol. van van der Hoeven en de Vriese VIII 1841, p. 1—55. Dit moet wellicht aan de min of meer brakke hoedanigheid van het water worden toegeschreven, daar hier ook vele andere, in Holland en elders algemeene slootplanten ontbreken of zeldzaam zijn.

Omtrent de verspreiding der beide geslachten zijn de opgaven niet altijd voldoende. Van Hall, Flora Belgii septentrionalis 1825 p. 710, zegt van haar: „Planta apud nos semper, quoad scio, hermaphrodita", en kende dus slechts de vrouwelijke plant; zoo ook De Gorter l. c. en Kops, Flora Batava, II, 1807, No. 97, die ook slechts deze afbeeldde. Favrod, de vertaler der Flora Batavia voegde aan de beschrijving van Kops echter toe: „Tous les individus de cette espèce, que j'ai observés dans cette République, soit dans les lieux bas et marécageux du Département d'Utrecht, soit dans ceux de la Hollande, étaient tous dioïques, c'est à dire, tout-à-fait mâles, ou tout-à-fait femelles." Hij geeft echter niet op, waar

en in welke hoeveelheid hij de mannelijke exemplaren gevonden heeft.

Oudemans, Flora van Nederland 1862 III, p. 101, vond de vrouwelijke planten zeer algemeen, doch trof nooit een mannelijk exemplaar aan. In Noord- en Zuid-Holland trof ik eveneens de vrouwelijke plant zeer algemeen aan, de mannelijke slechts op enkele weldra te vermelden groeiplaatsen.

Uit het herbarium der Ned. Botanische Vereeniging blijkt echter, dat op eenige der hierboven opgenoemde vindplaatsen mannelijke exemplaren verzameld werden; of deze daar algemeen of zelfs bij uitsluiting voorkomen, wordt echter niet gezegd. Slechts mannelijke exemplaren bevat het herbarium van Kampen (Bondam, 1849), Nijmegen (Abeleven), Heusden (v. Hoven), mannelijke en vrouwelijke exemplaren van Leeuwarden (Suringar). Van Zwijndrecht een vrouwelijk exemplaar (v. d. Sande Lacoste, 1837). Een exemplaar van Haarlem (Molkenboer, 1838) bezit geene bloeiwijze.

Door de welwillendheid van Prof. Oudemans kan ik nog de volgende groeiplaatsen van mannelijke exemplaren, uit zijn herbarium, mededeelen: Breda (J. B. Nagelvoort, 1866), Vianen (Rollier, 1865).

Verder vond ik de mannelijke plant vrij veel in slooten langs de Hooge Morsch (1864 en 1867) en langs den weg naar Zoeterwoude (1867), beide bij Leiden, en langs den spoorweg tusschen Rotterdam en Woerden (1867); wellicht is het op deze laatste groeiplaats dat Favrod zijne mannelijke planten vond.

Overeenkomstig met de zeldzaamheid der mannelijke exemplaren werden bij ons, voor zoover mij bekend is, slechts vruchten zonder zaden, zooals die in het begin beschreven zijn, aangetroffen. Dat echter de omstandigheden hier te lande voor het ontstaan van vruchten met zaden gunstig zijn, leerde mij een rechtstreeksche proef. In den zomer van 1867 bestoof ik eenige vrouwelijke bloemen in de omstreken van 's Gravenhage, met stuifmeel van *Stratiotes*, dat ik bij Leiden verzameld had, en verkreeg daardoor vruchten die sterk aangezwollen waren, en goed ontwikkelde zaden bevatten. Tijdens de onderzoeking van deze (half September) waren de vruchtstelen nog niet omgebogen, en de zaden nog onrijp.

Vat men het resultaat van deze laatste onderzoekingen samen, zoo kan men zeggen: *Stratiotes aloïdes L.* is in ons vaderland uiterst algemeen; zij werd tot nu toe niet gevonden op de Noord-

zee-eilanden, in Drenthe, Zeeland, een groot deel van Noord-Brabant en in Limburg. De vrouwelijke plant is algemeener dan de mannelijke, doch ook van deze laatste zijn reeds een aantal vindplaatsen bekend.

Het is echter nog niet uitgemaakt, of wellicht in bepaalde streken slechts één geslacht bij uitsluiting voorkomt, en in andere de beide geslachten. In de streken waar dit laatste plaats vindt, verdient het de aandacht of mannelijke en vrouwelijke planten in dezelfde slooten dan wel (zooals bij Leiden) in verschillende slooten voorkomen; het eerste geval zou meer voor een voortplanting door zaad kunnen pleiten, het tweede echter meer op een voortplanting langs ongeslachtelijken weg wijzen.

Wellicht zal bij een uitvoeriger onderzoek een grootere algemeenheid der mannelijke plant blijken; daartoe is echter de samenwerking van op verschillende plaatsen gevestigde waarnemers noodig, en ik veroorloof mij daarom ten slotte op een nauwkeurig onderzoek van de verspreiding der beide geslachten dezer soort in ons vaderland aan te dringen.

(Nederlandsch Kruidkundig Archief, 1872, II Serie I, p. 203.)

BESTUIVINGEN VAN BLOEMEN DOOR INSEKTEN; WAARGENOMEN IN 1874.

In de laatste jaren der voorgaande eeuw toonde Sprengel in zijn merkwaardig werk: *Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen* aan, dat de bestuiving van zeer vele planten niet alleen gewoonlijk door insekten geschiedt, maar zelfs onder normale omstandigheden niet anders dan door deze kan plaats vinden. Hij bewees, dat de bouw van vele bloemen er geheel op ingericht is, om deze bestuiving door bepaalde soorten van insekten op bepaalde wijze te doen gebeuren, en het gelukte hem met behulp van dezen regel den bouw van een aantal bloemen op zeer voldoende wijze te verklaren.

Langen tijd bleven de waarnemingen en gevolgtrekkingen van Sprengel zonder verdere gevolgen voor de wetenschap, en eerst in de laatste tientallen van jaren werd door de uitstekende onderzoekingen van Darwin, Hildebrand en anderen onze kennis op dit gebied aanzienlijk uitgebreid. De door hen gevolgde richting was echter in meer dan één opzicht een eenzijdige. De studie der bloemen verdrong die der insekten bijna geheel en de vraag, door welke soorten van insekten de onderzochte planten in de vrije natuur werkelijk bestoven werden, bleef in de meeste gevallen onopgelost. In de tweede plaats werden voornamelijk zulke bloemen bestudeerd, in welke geregeld het stuifmeel der eene bloem door insekten op den stempel van een andere bloem derzelfde soort gebracht wordt. Hieraan is het toe te schrijven, dat deze zoogenaamde vreemdbestuiving in de door hen voorgedragen theorien steeds een eerste rol speelt.

De gevaren, die deze eenzijdige onderzoekings-richting met zich bracht, werden volledig ingezien door Hermann Müller, die ons in zijn werk *Die Befruchtung der Blümen durch Insekten* (1873) een grooten rijkdom van waarnemingen bood, in welke gelijkmatig de meest verschillende bloemen en de hen bezoekende insekten behandeld werden. Niet alleen zulke bloemen die door in het oog loopende kleuren of andere eigenschappen de insekten tot zich lokken en dus vrij zeker zijn van door het stuifmeel van andere bloemen bestoven te worden, worden hier beschreven, doch ook diegene, welke minder algemeen of slechts zelden door insekten bezocht wor-

den, en bij welke dus een bestuiving door eigen stuifmeel zonder vreemde hulp mogelijk en meer of minder gewoon is, worden een uitvoerige onderzoeking waardig gerekend.

Deze onderzoeking slaat bij elke soort tweeërlei richting in; ten eerste tracht Müller door waarnemingen, in de vrije natuur gedurende een reeks van jaren voortgezet, de insektensoorten te leeren kennen, die de bloemen dier soort feitelijk bezoeken en bestuiven; hierdoor vult hij een der grootste leemten aan, die tot nu toe in onze kennis van deze verschijnselen waren overgebleven. De resultaten dezer waarnemingen zijn tezamengesteld in de lijsten van insekten-bezoeken, die aan de behandeling van elke plantensoort worden toegevoegd.

In de tweede plaats wordt de bouw der bloemen van elke soort nauwkeurig bestudeerd en beschreven, de kans op zelfbestuiving in die gevallen, waarin geen insekten de bloem bezoeken, nagegaan, en eindelijk overal waar dit mogelijk is, door rechtstreeksche waarneming de wijze vastgesteld, waarop de insekten in de bloemen den honig zoeken en het stuifmeel verzamelen of op den stempel afzetten.

Aan deze opvatting van zijn taak is het toe te schrijven, dat het aan Müller gelukte een aantal regels, die men tot nu toe slechts als natuurlijk aannam, door tal van feiten rechtstreeks te bewijzen, en ze in menig opzicht juister te formuleeren dan dit aan zijn voorgangers mogelijk was. Hierdoor won hij een vaste empirische basis voor verdere onderzoekingen. Het is hier niet de plaats om zijne resultaten uitvoerig te bespreken; aan diegenen, die in dit deel onzer wetenschap belang stellen, kan men het genoemde boek van Müller niet genoeg ter bestudeering aanbevelen. Slechts wil ik er op wijzen, dat de zuiver empirische opvatting zijner onderzoekingen den schrijver er toe leidde, de door Darwin uitgesproken stelling, dat geen plantensoort gedurende een onbegrensde reeks van geslachten zonder vreemdbestuiving kan blijven bestaan, niet aan te nemen, daar zij volstrekt onbewezen is, en tot verklaring der waarnemingen niet noodzakelijk vereischt wordt. Müller beperkt zich tot de bewijsbare en in sommige gevallen bewezen stelling, dat vreemdbestuiving krachtiger nakomelingen doet ontstaan, dan zelfbestuiving, zoodat in den strijd voor het bestaan de eerste voordeeliger is dan de laatste. Voor de verklaring der in bloemen waargenomen bestuivingsinrichtingen is deze vooronderstelling volkomen voldoende.

In zijn inleiding wijst Müller op de noodzakelijkheid, om de

waarnemingen op dit gebied zooveel mogelijk te vermenigvuldigen, om zoodoende een breeder empirische basis te verkrijgen en steeds aan meer verschijnselen de juistheid der getrokken conclusiën te kunnen toetsen. Vooral is het van belang dat deze waarnemingen niet tot enkele streken beperkt blijven, maar ook in andere landen gedaan worden, ten einde te kunnen beoordeelen, of dezelfde plantensoorten wellicht in verschillende streken door verschillende insekten worden bestoven, en daarmede overeenkomstig wellicht verschillen in den bouw harer bloemen vertoonen, die tot nu toe werden over het hoofd gezien. Ongetwijfeld toch moet de insektenfauna van een streek even goed een invloed op hare flora uitoefenen, als deze omgekeerd op de aldaar voorkomende insekten-soorten. En dat werkelijk verschijnselen, gelijk de hier bedoelde, worden waargenomen, blijkt ons uit de waarnemingen van Müller over *Iris Pseudacorus*. Van deze soort beschrijft hij twee varieteiten, die slechts in den afstand van de bladvormige stijlen tot de tegenover liggende bladen van het bloemdek van elkander verschillen. In sommige bloemen is deze afstand 6—10 mm; zij worden door hommels bestoven; in andere bloemen ligt de stijl bijna tegen het dekblad aan, tengevolge waarvan hommels niet tusschen beide kunnen indringen, doch de bestuiving door een vlieg (Rhingia rostrata) plaats vindt. Deze twee varieteiten zijn constant; tusschenvormen werden slechts zelden aangetroffen. Ofschoon nu deze beide vormen in dezelfde streken gevonden werden, zoo is het toch niet onwaarschijnlijk, dat overeenkomstige verschillen bij andere plantensoorten als gevolg van het voorkomen in verschillende landstreken zullen worden aangetroffen. Doch ook wanneer dit niet het geval mocht zijn, zoo laat zich toch verwachten, dat door de studie van de bestuivingen der in een landstreek inlandsche soorten, feiten zullen worden verkregen die tot de verklaring van het karakter dier flora zullen bijdragen.

Ik had mij voorgenomen, het door Müller aangegeven voetspoor te volgen, en zijne, voornamelijk in Westfalen en Thüringen gedane waarnemingen in ons vaderland te herhalen, om later de uitkomsten van mijn onderzoek nauwkeurig met de zijnen te vergelijken. In den afgeloopen zomer (1874) heb ik mij hoofdzakelijk tot het waarnemen der insekten-bezoeken en het onderzoek der verzamelde insekten beperkt. Uitgerust met een betere kennis der insekten-wereld, wenschte ik in volgende zomers ook de inrichtingen na te gaan, door welke in de bloemen de bestuiving op

bepaalde wijze geschieden moet, om door de kennis van deze in staat gesteld te worden, bij de verdere waarneming van insekten, tijdens hun bezoek in de bloemen, nauwkeurig de wijze te bestudeeren, waarop zij in de bloemen binnendringen, honig en stuifmeel verzamelen, en het laatste weer in aanraking met den stempel brengen.

Door mijn aanstaand vertrek naar Würzburg is het mij onmogelijk geworden, dit voornemen in de eerste jaren ten uitvoer te brengen. Het is daarom dat ik de waarnemingen, door mij in den vorigen zomer gedaan, reeds nu wensch mede te deelen, ofschoon zij nog geenszins als een afgesloten geheel kunnen worden beschouwd. Ik hoop echter, dat het mij door deze mededeeling gelukken moge, op deze nieuwe richting in onze wetenschap opmerkzaam te maken, en dat er anderen zullen gevonden worden, die bereid zijn hunne botanische excursiën ook in deze richting aan de wetenschap dienstbaar te maken.

In de volgende lijst beperk ik mij tot de door mij, tijdens het bezoeken van bloemen waargenomen en gevangen Hymenoptera. Zij werden voornamelijk in de provinciën Noord-Holland (Gooiland en omstreken van Haarlem), Zuid-Holland ('s-Gravenhage) en Utrecht (Driebergen en Doorn) verzameld. Ten einde omtrent de determinatie der insekten volkomen zekerheid te erlangen, heb ik de Heeren C. Ritsema Cnz. te Leiden en Dr. Hermann Müller te Lippstadt, verzocht mijne determinatiën te herzien en waar dit noodig was, te verbeteren. Beide Heeren hebben met de grootste bereidwilligheid aan mijn verzoek gehoor gegeven, zoodat ik de in de lijst opgegeven insektennamen als volkomen zeker kan beschouwen. Ik reken het mij tot een aangenamen plicht hen daarvoor openlijk mijnen dank te betuigen.

Die insekten-bezoeken, die ook in het werk van Müller vermeld zijn, worden door een + aangegeven; zij vormen de kleinste helft van mijn waarnemingen.

INSEKTENBEZOEKEN IN BLOEMEN; WAARGENOMEN IN 1874.

Ranunculus acris L. 1) Andrena Trimmerana K. ♀, 7 Juni, Zandpoort. 2) Chelostoma florisomne L. ♂, 21 Juni, Driebergen +.

R. bulbosus L. Chelostoma florisomne L. ♂, 25 Mei, Doorn +.

R. Flammula L. Megachile Serratulae Pz. ♀, 21 Juni, Driebergen.

R. repens L. 1) Apis mellifica L. ☿, 26 Mei, Doorn +. 2) Chelostoma florisomne L. ♂, 21 Juni, Driebergen +. 3) Halictus leucozoneus Schr. ♀, 21 Juni, Driebergen +. 4) Panurgus Banksianus Latr. ♂, 14 Juni, Hilversum. 5) Cephus spinipes Pz. 28 Juni Odijk +.

R. Philonotis Retz. Apis mellifica L. ☿, 26 Mei, Doorn.

Berberis vulgaris L. Apis mellifica L. ☿, zeer veel, 31 Mei, Velzerent +.

Cardamine pratensis L. Halictus quadricinctus F. ♀, 25 April, Driebergen.

Brassica Napus L. Andrena dorsata K. ♀, 26 Mei, Doorn.

B. nigra Koch. Bombus subterraneus L. ☿, 9 Aug., Overveen.

Sinapis arvensis L. Apis mellifica L. ☿, 28 Juni, Odijk +.

Saponaria officinalis L. Bombus terrestris L. ♀, 9 Augustus, Velzerent.

Lychnis flos cuculi L. 1) Apis mellifica L. ☿, 7 Juni, Spaarndam; 28 Juni, Odijk +. 2) Bombus muscorum F. ☿, 7 Juni, Spaarndam. 3) B. subterraneus L. ☿, 9 Aug., Overveen.

L. diurna Sibth. Bombus terrestris L. ☿, 7 Juni, Zandpoort.

Acer campestre L. Apis mellifica L. ☿, veel, 25 Mei, Doorn.

Geranium molle L. Bombus terrestris L. ♀, 3 Mei, Noordwijk.

Erodium cicutarium Her. Apis mellifica L. ☿, 24 Mei, Doorn +.

Rhamnus frangula L. Apis mellifica L. ☿, 16 Juni, Valkeveen bij Naarden +.

Sarothamnus vulgaris Wimm. Apis mellifica L. ☿, 26 Mei, Doorn +.

Ononis repens L. Bombus terrestris L. ☿, 2 Aug., Vogelenzang.

Medicago lupulina L. Bombus terrestris L. ☿, 7. Aug., Beverwijk.

Trifolium pratense L. 1) Apis mellifica L. ☿, 7 Juni, Zandpoort; 28 Juni, Odijk +. 2) Bombus agrorum F. ☿, 3 Aug., Duinvlied bij Hrl.; ☿ 7 Aug. Kleverlaan bij Hrl.; ☿ 7 Juni, Zandpoort; ♂ 9 Aug., Overveen +. 3) B. hortorum L. ☿, 28 Juni, Odijk; ♂ 3 Aug., Duinvlied bij Hrl. 4) B. pratorum L. ♂, 28 Juni, Odijk +. 5) B. sylvarum L. ☿, 28 Juni, Odijk +. 6) B. subterraneus L. ☿, 7 Juni, Zandpoort. 7) B. terrestris L. ☿, 7 Juni, Zandpoort +. 8) Andrena labialis K. ♀, 7 Juni, Zandpoort. 9) A. xantura K. ♀, 28 Juni, Odijk +.

T. repens L. Apis mellifica L. ☿, 21 Juni, Driebergen; 28 Juni, Odijk, veel +.

Lotus uliginosus Schk. Bombus subterraneus L. ☿, 9 Augustus, Velzerent.

Vicia Cracca L. Apis mellifica L. ☿, 7 Aug., Kleverlaan bij Hrl., zeer veel; 10 Aug., Haarlemmerhout +.

V. Faba L. 1) Apis mellifica L. ☿, 7 Juni, Zandpoort, zeer veel, +. 2) Bombus agrorum F. ☿, 7 Juni, Zandpoort, vrij veel.

V. sepium L. Bombus sylvarum L. ♀, 21 Juni, Doorn +.

Ervum hirsutum L. Apis mellifica L. ☿, 28 Juni, Odijk.

Spiraea salicifolia L. 1) Apis mellifica L. ☿, 7 Aug., Beverwijk, +. 2) Bombus terrestris L. ♂, 7 Aug., Beverwijk +.

Rubus caesius L. 1) Bombus subterraneus L. ☿, 2 Aug., Vogelenzang. 2) B. terrestris L. ☿, 7 Aug., Beverwijk.

R. fruticosus L. Halictus cylindricus F. ♀, 14 Juni, Hilversum +.

Crataegus Oxyacantha L. Apis mellifica L. ☿, veel, 25 Mei, Doorn +.

Sorbus Aucuparia L. Apis mellifica L. ☿, 26 Mei, Doorn +. 2) Andrena pilipes F. ♀, 26 Mei, Doorn.

Lythrum Salicaria L. Bombus terrestris L. ☿, 2 Aug., Zandvoort +.

Aegopodium Podagraria L. Andrena Trimmerana K. ♀, 7 Juni, Zandpoort.

Sium latifolium L. Apis mellifica L. ☿, 3 Aug., Duinvlied bij Hrl.

Angelica sylvestris L. 1) Apis mellifica L. ☿, 1 Aug., Brouwersvaart bij Hrl.; 3 Aug. Duinvlied bij Hrl. 2) Bombus terrestris L. ☿, 10 Aug., Overveen. 3) B. (Psithyrus) vestalis Fourcr. ♀, 3 Aug., Duinvlied bij Hrl. 4) Vespa germanica F. ☿, 9 Aug., Overveen. 5) Crabo vagus L. ♀, 6 Sept. Loosdrecht.

Heracleum Sphondylium L. 1) Apis mellifica L. ☿, 7 Aug. Beverwijk +. 2) Bombus agrorum F. ☿, 3 Aug., Duinvlied. 3) B. subterraneus L. ☿, 2 Aug., Vogelenzang. 4) B. terrestris L. ☿ et ♂, 3 Aug., Duinvlied bij Hrl.; ☿, 7 Aug., Beverwijk; ☿ 9 Aug., Overveen +. 5) Halictus cylindricus F. ♂, 2 Aug., Vogelenzang; ♂ 9 Aug., Overveen; ♂ 10 Aug., Aardenhout +. 6) Vespa germanica F. ☿, 9 Aug., Overveen. 7) Crabro cribrarius L. ♀, 7 Aug., Beverwijk +. 8) Tenthredo tricincta F., 7 Aug., Beverwijk; 9 Aug., Overveen +.

Daucus Carota L. 1) Tiphia femorata F. ♂, ♀, veel, 2 Aug.,

Zandvoort +. 2) Ceropales maculata F. 2 Aug., Zandvoort +.

Anthriscus sylvestris Hoffm. Dolerus haematodes Klug., 17 Mei, Diemerbrug.

Knautia arvensis Coult. 1) Bombus agrorum F. ♂. 7 Aug., Beverwijk +. 2) Halictus cylindricus F. ♀, 7 Aug., Beverwijk +.

Succisa pratensis Moench. 1) Bombus agrorum F. ☿, 6 Sept., Loosdrecht +. 2) B. lapidarius L. ☿, 27 Sept., Waalsdorp +. 3) B. muscorum F. ♂, 13 Sept., Naardermeer. 4) B. subterraneus L. ♂, 27 Sept., Waalsdorp.

Bellis perennis L. Halictus leucozonius Schr. ♀, 21 Juni, Driebergen.

Senecio Jacobaea L. *β* **discoidea** Koch. 1) Bombus terrestris L. ☿, 7 Aug., Beverwijk; ☿ 10 Aug., Aardenhout. 2) Colletes fodiens K., 2 Aug., Vogelenzang.

Cirsium lanceolatum Scop. 1) Bombus agrorum. F. ♂, 7 Aug., Beverwijk, +. 2) B. (Psithyrus) vestalis Fourcr. ♂, 2 Aug., Vogelenzang.

C. arvense Scop. 1) Bombus subterraneus L. ☿, 9 Aug., Velzerent. 2) B. terrestris L. ♂, 10 Aug., Aardenhout.

C. palustre Scop. 1) Apis mellifica L. ☿, 21 Juni, Doorn. 2) Bombus agrorum F. ♂, 6 Sept., Loosdrecht.

Carduus crispus L. 1) Bombus hypnorum L. ♂, vrij veel, 2) B. subterraneus L. ♂, 3) B. terrestris L. ♂, 4) B. (Psithyrus) rupestris F. ♂, 5) B. (Psithyrus) vestalis Fourcr. ♂; allen den 3 Aug. op Duinvlied bij Hrl. waargenomen.

Lappa tomentosa Lam. 1) Bombus agrorum F. ☿ +, 2) B. subterraneus L. ♂, 3) B. (Psithyrus) campestris Pz. ♂; allen den 7 Aug. bij Beverwijk.

Centaurea Jacea L. 1) Bombus subterraneus L. ♂, vrij veel, 2) B. terrestris L. ♂. et ☿, vrij veel, 3) Megachile spinulosa K. ♀, 4) M. argentata F. ♀; allen 7 Aug. bij Beverwijk.

C. Cyanus L. Apis mellifica L. ☿, vrij veel, 28 Juni, Odijk +.

Leontodon autumnalis L. 1) Bombus subterraneus L. ☿, 7 Aug., Beverwijk. 2) B. terrestris L. ☿, 7 Aug., Beverwijk. 3) Nomada Fabriciana L. ♂, 21 Juni, Driebergen. 4) Chelostoma florisomne L. ♂, vrij veel, 21 Juni, Driebergen. 5) Prosopis communis

Nyl. ♀, 7 Aug., Beverwijk. 6) Panurgus Banksianus Latr. ♂, 21 Juni, Driebergen; ♂ 24 Juni, Bussum. 7) Halictus cylindricus F. ♂; 2 Aug., Vogelenzang; ♂ 9 Aug., Overveen; ♂ 20 Sept., Baarn +. 8) H. leucozonius Schr. ♀. 21 Juni, Driebergen +. 9) H. nitidiusculus K. ♂, 9 Aug., Overveen. 10) H. villosulus K. ♀, 25 Mei, Doorn; ♀ 21 Juni, Driebergen, vrij veel. 11) H. zonulus Sm. ♀, 25 Mei, Doorn; ♀ 6 Sept., Loosdrecht; ♀ 20 Sept., Baarn.

Picris Hieracioïdes L. 1) Bombus agrorum F. ♂, 7 Aug., Beverwijk. 2) B. terrestris L. ☿, 7 Aug., Beverwijk. 3) Halictus cylindricus F. ♂, 7 Aug., Beverwijk +. 4) H. leucozonius Schr. ♂, 2. Aug., Vogelenzang +. 5) Osmia spinulosa K. ♀, 7 Aug., Beverwijk +.

Hypochoeris glabra L. Bombus subterraneus L. ☿, 10 Aug., Aardenhout.

Taraxacum officinale Wigg. 1) Apis mellifica L. ☿, 25 April, Driebergen; 26 April, Amersfoort +. 2) Bombus (Psithyrus) vestalis Fourcr. ♀, 16 Mei, Amsterdam, ♀ 25 April, Driebergen +. 3) Andrena albicans K. ♀, 17 Mei, Diemerbrug +. 4) A. albricus K. ♀, 19 April, Schapeduinen bij Hrl. +. 5) A. fasciata Wesm. ♂, 25 April, Driebergen +. 6) A. nigroaenea K. ♀, 26 April, Amersfoort +. 7) Halictus cylindricus F. ♀, 19 April, Schapeduinen bij Hrl.; ♀ 26 April, Amersfoort; ♀ 3 Mei, Noordwijk +. 8) H. leucozoneus Schr. ♀, 21 Juni, Driebergen. 9) H. rubicundus Chr. ♀, 26 April, Amersfoort. 10) H. seladonius Fab. ♀, 26 April, Amersfoort. 11) H. villosulus K. ♀, 26 April, Amersfoort +. 12) Chelostoma florisomne L. ♀, 25 April, Driebergen.

Sonchus arvensis L. Bombus elegans Seidl. ♂, 2 Aug., Zandvoort.

Crepis virens Vill. 1) Bombus subterraneus L. ☿, 3 Aug., Haarlemmerhout. 2) B. terrestris L. ☿, 10 Aug., Aardenhout.

Hieracium Pilosella L. 1) Apis mellifica L. ☿, 25 Mei, Doorn. 2) Nomada ruficornis L. ♀, 21 Juni, Driebergen. 3) Halictus cylindricus F. ♀, 24 Mei, Doorn.

4) H. leucozonius Schr. ♀, 21 Juni, Driebergen +.
5) H. villosulus K. ♀, 24 Mei, Doorn, veel; ♀ 21 Juni, Driebergen +.

H. umbellatum L. Bombus subterraneus L. ☿, 2 Aug., Zandvoort.

H. vulgatum Fries. Chelostoma florisomne L. ♂, 21 Juni, Doorn.

Jasione montana L. 1) Bombus pratorum L. ♂, 30 Aug., Blaricum. 2) B. terrestris L. ☿, 2 Aug. Vogelenzang.

Calluna vulgaris Salisb. 1) Apis mellifica L. ☿, zeer veel, 30 Aug., Blaricum +. 2) Bombus terrestris L. ♂ et ☿, 20 Sept., Baarn +. 3) B. subterraneus L. ☿, 30 Aug., Blaricum.

Ilex Aquifolium L. Apis mellifica L. ☿, zeer veel, 25 Mei, Doorn.

Gentiana Pneumonanthe L. Bombus muscorum F. ☿, 30 Aug., Blaricum.

Convolvulus arvensis L. Apis mellifica L. ☿, 10 Aug., Aardenhout +.

C. Soldanella L. 1) Bombus muscorum F. ☿, 2 Aug., Zandvoort. 2) B. terrestris L. ☿, 2 Aug., Zandvoort.

Anchusa officinalis L. Bombus agrorum F. ☿, 2 Aug., Vogelenzang +.

Symphytum officinale L. 1) Bombus agrorum F. ☿, 3 Aug., Duinvlied bij Hrl. +. 2) B. hypnorum L. ☿, 11 Juni, Amsterdam. 3) B. subinterruptus Lep. ☿, 11 Juni, Amsterdam.

Echium vulgare L. 1) Bombus agrorum F. ☿, 3 Aug., Duinvlied bij Hrl. +. 2) B. elegans Seidl. ♂, 3 Aug., ibid. 3) B. terrestris L. ♂, 2 Aug., Vogelenzang, vrij veel; ♂ 3 Aug., Duinvlied bij Hrl. +. 4) B. (Psithyrus) campestris Pz. ♂, 3 Aug., ibid. +. 5). B. (Psithyrus) vestalis Fourcr. ♂, 3 Aug., ibid; ♂ 2 Aug., Zandvoort +.

Digitalis purpurea L. Bombus hortorum L. ☿, 17 Juni, Hortus te Amsterdam +.

Veronica Chamaedrys L. 1) Apis mellifica L. ♀ +, 2) Andrena parvula K. ♀, 3) A. cingulata Kirby ♂, allen den 25 Mei bij Doorn.

Rhinanthus major Ehrh. Bombus subterraneus L. ♀, 7 Juni, Zandpoort.

Euphrasia Odontites L. Bombus subterraneus L. ☿, 7 Aug., Beverwijk.

Mentha aquatica L. Bombus agrorum F. ☿, 7 Aug., Beverwijk.

Thymus Serpyllum L. 1) Bombus agrorum F. ♂, 6 Sept., Loosdrecht. 2) B. terrestris L. ☿, 10 Aug., Overveen.

Glechoma hederacea L. 1) Apis mellifica L. ☿, 19 April, Schapeduinen bij Hrl. +. 2) Bombus agrorum F. ♀,

26 Mei, Doorn; ☿ 3 Mei, Noordwijk +. 3) B. hortorum L. ♀, 25 April, Driebergen +. 4) B. muscorum F. ♀, 3 Mei, Noordwijk. 5) B. subterraneus L. ♀, 3 Mei ibid. 6) B. (Psithyrus) vestalis Fourcr. ♀, 19 April, Schapeduinen bij Hrl. +.

Lamium purpureum L. Bombus agrorum L. ♀, 17 Mei, Diemerbrug.

L. album L. 1) Bombus agrorum F. ♀, 25 April, Driebergen; ♀, 14 Mei, Haarlem; ♀ et ☿ 7 Juni, Spaarndam; ☿ 15 April, Driebergen; 7 Juni, Zandpoort; ☿ 28 Juni, Odijk +. 2) B. hortorum L. ♀ et ☿, 25 April, Driebergen; ♀ 3 Mei, Noordwijk; ♀ 25 Mei, Doorn +. 3) muscorum F. ♀, 25 April, Driebergen. 4) B. terrestris L. ♀, 3 Mei, Noordwijk +. 5) B. subterraneus L. ♀, 25 April en 21 Juni, Driebergen; ♀ 3 Mei, Noordwijk; ♀ 7 Juni, Zandpoort.

Ballota foetida Lam. Bombus agrorum F. ♂, 9 Aug., Overveen.

Prunella vulgaris L. 1) Bombus agrorum F. ♀, 27 Sept., Waalsdorp; ♂ 10 Aug., Haarlemmerhout. 2) B. sylvarum L. ♂, 13 Sept., Naardermeer +. 3) B. terrestris L. ☿, 7 Aug., Beverwijk +. 4) B. subterraneus L. ☿, 9 Aug., Velzerent; ♂ 7 Aug. Beverwijk.

Teucrium Scorodonia L. Bombus agrorum F. ☿, 2 Aug., Vogelenzang +.

Butomus umbellatus L. 1) Bombus terrestris L. ♂, 3 Aug., Duinvlied bij Hrl. 2) B. subterraneus L. ☿, 3 Aug., ibid.

Amsterdam, Januari 1875.

(Nederlandsch Kruidkundig Archief, 1875, II Serie II, p. 64.)

UEBER A. MAYER'S VERMEINTLICHE ENTDECKUNG EINES UEBERGANGSGLIEDES ZWISCHEN KOHLENSÄURE UND STÄRKE BEI DER ASSIMILATION DER PFLANZEN.

In dem letzten Hefte des Jahrgangs 1875 der Landwirthschaftlichen Versuchsstationen findet sich ein Aufsatz von Dr. Adolf Mayer „Ueber die Bedeutung der organischen Säuren in den Pflanzen." [1]) So unvollständig und mangelhaft diese ganze Untersuchung auch ist, so tritt sie doch mit dem Anspruche auf, durch eine „neu aufgefundene Thatsache", den „Hauptsatz der modernen Pflanzenphysiologie", „dasz die Kohlensäure eine unerläszliche Bedingung für das Stattfinden der Sauerstoffausscheidung aus grünen Pflanzentheilen sei," als „in jener Allgemeinheit ausgesprochen, unrichtig" darzuthun (l. c. S. 432).

Als Ergebnisz seiner Versuche stellt der Verfasser nämlich den Satz auf, „dasz grüne Pflanzentheile im Sonnenlichte auch aus anderem Material als aus Kohlensäure Sauerstoff abzuspalten vermögen" (S. 438). Welches dies andere Material sei, lehren seine Versuche nicht; aus unten zu erwähnenden Gründen nimmt er an, dasz es eine organische Säure sei, aber läszt es völlig unentschieden, welche Säure diese wichtige angebliche Rolle spiele.

Für jeden mit pflanzenphysiologischen Dingen vertrauten bedürfen diese Angaben keiner Widerlegung. Denn diesen ist es einleuchtend, dasz sie nur auf völliger Unkenntnisz der einschlägigen Literatur, oder auf vollständigem Mangel an wissenschaftlichem Sinn beim Autor beruhen können. Den Vertretern anderer naturwissenschaftlicher Fächer gegenüber fordert die Ehre der Pflanzenphysiologie in diesem Falle aber den Nachweis, dasz dergleichen in unserer Wissenschaft nicht als berechtigt gelten darf.

Um bei der Begründung des ausgesprochenen Urtheils möglichst objektiv zu verfahren, werde ich die Untersuchung des Verfassers einfach vergleichen mit dem, was über den von ihm behandelten Gegenstand bereits bekannt war. Selbstverständlich musz ich mich dabei auf ein möglichst gedrängtes Referat beschränken. Wer sich ein eigenes Urtheil über den wissenschaftlichen Werth

1) l. c. Bd. XVIII. Heft 6. S. 410—452.

des besprochenen Aufsatzes bilden will, den bitte ich die von mir citirte Literatur selbst zu vergleichen.

Mayer stellt sich als Aufgabe für seine Untersuchung die kritische Erörterung und die Lösung der Frage nach der Bedeutung der organischen Säuren in den Pflanzen, und zwar zunächst nach der Weise ihres Entstehens und Vergehens (S. 413). Die Entstehung dieser Säuren durch Oxydation wird nur nebenbei behandelt; die darüber angestellten Versuche bringen nur Bekanntes, so dasz wir sie hier übergehen können. Die Hauptfrage ist die „nach dem Verschwinden der Säuren durch weitere Reduktion unter Einwirkung des Sonnenlichtes" (S. 415). Unter den Versuchen, welche der Verfasser zur Beantwortung dieser Frage gemacht hat, legt er besonderes Gewicht auf die mit Fettpflanzen angestellten; denn diese führten nach seiner Meinung zu einem positiven Resultate.

Deshalb ist es nothwendig, diese besonders zu besprechen, und sehe ich mich also veranlaszt, meine Kritik in zwei Abtheilungen zu theilen. Ich will zuerst die Berechtigung der allgemeinen Fragestellung prüfen, um danach die vom Verfasser an die erwähnten speziellen Versuche geknüpften theoretischen Folgerungen genauer zu betrachten. Es wird dabei nicht nöthig sein, neue Beobachtungen anzuführen; auch berufe ich mich nur auf solche Werke, welche jedem Pflanzenphysiologen bekannt und leicht zugänglich sind.

Historisches über die vermeintliche Rolle der Pflanzensäuren bei der Assimilation. Durch die grundlegenden Arbeiten von Ingen-Housz, Senebier und Saussure war bereits im Anfang dieses Jahrhunderts festgestellt dasz die grünen Pflanzentheile unter dem Einflusz des Lichts Kohlensäure aufnehmen und Sauerstoff dafür abscheiden, und dasz sie dabei nicht nur den Kohlenstoff sondern auch die Bestandtheile des Wassers in sich binden. Diesem Vorgang verdankt, abgesehen von der Aufnahme von Stickstoffverbindungen und den sogenannten Aschenbestandtheilen die ganze Masse der Trockensubstanz der Pflanzen ihre Entstehung.

Als diese Resultate zu allgemeinerer Anerkennung gelangten, suchte man schon bald sich eine Vorstellung darüber zu machen, in welcher Weise die Kohlensäure und das Wasser in die organischen Stoffe des Pflanzenkörpers umgesetzt würden. Und zumal waren es die Kohlenhydrate, als die wichtigsten der damals bekannten Bestandtheile des Pflanzenleibes, deren Entstehung man zunächst zu erklären suchte.

Lange Zeit standen sich hierüber zwei Ansichten schroff gegen-

über. Die Hauptvertreter der einen Ansicht waren bekanntlich Mulder und Liebig. Sie nahmen an, dasz der Uebergang der Kohlensäure in die Bestandtheile der pflanzlichen Organe nicht sprungweise vor sich gehe, sondern durch Zwischenglieder vermittelt werde, deren Vorhandensein die Erzeugung der zunächst und der zuletzt gebildeten Verbindungen bedinge. Auf chemische Betrachtungen gestützt, nahmen sie weiter an, dasz diese Zwischenglieder organische Säuren seien, und meinten nun — und hierin liegt der schwache Punkt ihrer Theorie —, dasz die im Pflanzensafte fast ausnahmslos vorkommenden Pflanzensäuren als jene Zwischenglieder anzusprechen seien. 1)

Eine Hauptstütze für diese Theorie lieferte der Stoffwechsel in reifenden fleischigen Früchten. Diese sind bekanntlich im unreifen Zustande stark sauer. Beim Reifen verschwindet der saure Geschmack und der süsze tritt deutlicher hervor. Dabei besitzen sie, wenigstens im unreifen Zustande, grüne Farbe, die Bedingung der Assimilation. Was schien einfacher, als hieraus die Entstehung von Zucker aus den verschwindenden Säuren, unter dem Einflusz des Lichtes, zu folgern? Bei der Wichtigkeit dieser Erscheinung für jene Theorie ist es eine höchst auffallende Thatsache, dasz von ihren Anhängern niemals ein ernster Versuch gemacht worden ist, die chemischen Vorgänge beim Reifungsprozesz genau empirisch zu erforschen. Auch jetzt reicht unsere Kenntnisz nicht einmal hin, die Hauptfrage zu entscheiden, ob denn das Auftreten des Zuckers mit dem Verschwinden der Säuren überhaupt in Causalzusammenhang steht.

Gegenüber der Mulder'schen Theorie stand die Ansicht, dasz die in den Pflanzen nachgewiesenen organischen Säuren in keiner Beziehung zur Assimilation stehen, sondern dasz Kohlensäure und Wasser unmittelbar in die wichtigeren neutralen Bestandtheile des Pflanzenkörpers, (wie Zucker, u. s. w.) umgesetzt werden. Soviel mir bekannt ist, wurde diese Ansicht zuerst von Davy ausgesprochen. 2) Auch von ihren Vertheidigern wurden keine neuen empirischen Argumente in's Feld gebracht; sie beschränkten sich darauf, die der Mulder'schen Ansicht entgegenstehenden Erfahrungen hervorzuheben. Am ausführlichsten wurden diese von Mohl in seiner Vegetabilischen Zelle (1851, S. 248) zusammengestellt.

---

1) Liebig. Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur und Physiologie. 8. Aufl. I. S. 46—54.

2) Vergl. Holzner, Ueber die Bedeutung des oxalsauren Kalkes. Flora 1867, S. 508.

Mohl weist dabei zumal auf die Kleesäure hin, welche von zahlreichen Pflanzen in groszer Menge in Form von unlöslichem kleesaurem Kalk in gewissen Zellen niedergelegt wird, ohne je wieder aufgelöst und zu weiteren Zwecken verwendet zu werden. Hier stehe also offenbar eine Pflanzensäure nicht in der von Liebig angenommenen Beziehung zur Assimilation, und die Liebig'sche Regel sei also wenigstens nicht so ausnahmslos gültig, als dieser meine.

Ich habe schon darauf hingewiesen, dasz der Streit zwischen den beiden einander gegenüberstehenden Ansichten sich auf rein spekulativem Gebiet bewegte, dasz experimentelle Untersuchungen zu seiner Erledigung nicht gemacht wurden. Man hatte also über die Art und Weise der Entstehung der Pflanzensubstanz aus den anorganischen Verbindungen so gut wie gar keine positiven Kenntnisse. So lange dem so war, muszte sich die Mulder'sche Ansicht offenbar der gröszeren Anerkennung freuen, weil sie wenigstens den Versuch in sich enthielt, eine Reihe von wichtigen Erscheinungen von einem gemeinsamen Gesichtspunkt aus zusammenzufassen.

So verhielten sich die Sachen, als Sachs in 1862, von ganz anderen Gesichtspunkten ausgehend, zu einer Entdeckung gelangte, welche auf die fraglichen Vorgänge ein ganz unerwartetes Licht warf. Er zeigte, dasz Blätter, welche am Licht Kohlensäure zersetzen, in ihren Chlorophyllkörnern Stärke bilden, welche bei Abwesenheit des Lichtes wieder aufgelöst, und dem Säfteaustausch der Gewebe übergeben wird. Es würde mich viel zu weit führen, wollte ich hier alle Beweise beibringen, welche Sachs zu dem Satze führten, dasz die in den Chlorophyllkörnern entstehende Stärke, das erste Assimilationsprodukt der Pflanze darstellt. 1)

Der Nachweis, dasz die Stärke in den Chlorophyllkörnern das erste sichtbare Assimilationsprodukt der Pflanze ist, spricht anscheinend für die oben erwähnte Meinung Davy's, beeinträchtigt aber in der That die theoretischen Erörterungen nicht, welche man, ähnlich wie es Liebig that, von chemischen Gesichtspunkten aus hier machen kann. Es bleibt dabei nämlich noch ganz unentschieden, ob im Chlorophyllkorn die Bestandtheile der Kohlensäure und

1) Für die weitere Begründung dieses für die Ernährungsphysiologie der Pflanzen fundamentalen Satzes musz ich auf die Originalarbeit „Ueber den Einflusz des Lichtes auf die Bildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern" (Bot. Ztg. 1862. S. 365) und auf Sachs' Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl. S. 674 verweisen.

des Wassers sich ohne Weiteres zu Stärke oder einem physiologisch gleichwerthigen Stoff (z. B. Fett) verbinden, oder ob dieser Prozesz ein allmähliger, durch andere Verbindungen vermittelter ist. Es wäre sogar denkbar, wenn auch nicht sehr wahrscheinlich, dasz Pflanzensäuren hierbei irgend eine Rolle spielen. Jedenfalls aber ist die Liebig'sche Annahme dasz die bekannten, im Zellsafte gelösten Säuren Produkte des Reduktionsprozesses seien, und später selbst durch weitere Reduktion in die neutralen, sauerstoffarmen Substanzen des Pflanzenkörpers übergehen, damit gänzlich beseitigt.

Eigentlich konnte diese Meinung sich auch angesichts der von Saussure festgestellten Thatsachen nicht behaupten. Denn dieser hat bekanntlich nachgewiesen, dasz Pflanzen ganz allgemein stets für die aufgenommene Kohlensäure ein annähernd gleiches Volum Sauerstoff aushauchen. 1) Und wenn auch die Fettpflanzen scheinbar eine Ausnahme von dieser Regel machen, so hat doch Saussure selbst die Ursache der scheinbaren Abweichung nachgewiesen. Doch hierauf komme ich unten noch ausführlich zurück.

Nun ist es klar, und kann leicht durch chemische Formeln nachgewiesen werden, dasz die von Liebig angenommene Bildung von organischen Säuren aus Kohlensäure eine geringere Quantität Sauerstoff liefern musz, als dem erwähnten Saussure'schen Gesetze entspricht. Ferner müszten umgekehrt, nach jener Ansicht, grüne Blätter, so lange sie noch Säure in ihrem Zellsafte enthalten, im Lichte auch in kohlensäurefreier Luft fortfahren, Sauerstoff abzuspalten. Auch diese Folgerung steht in direktem Widerspruch mit den durch Saussure's Arbeiten unwiderruflich festgestellten Thatsachen, welche lehren, dasz Kohlensäure eine unerläszliche Bedingung für die Sauerstoffabscheidung in grünen Pflanzentheilen ist.

Gehen wir jetzt über zur Betrachtung der von Mayer hierüber gemachten Untersuchungen. Unbekannt mit den Ergebnissen von Saussure's Forschungen, und ohne Einsicht in die prinzipielle Bedeutung der Sachs'schen Entdeckung, versuchte er es, für die veraltete Liebig'sche Auffassung eine experimentelle Grundlage zu finden. Er zog aus ihr die oben besprochene Folgerung, dasz an Säuren reiche Pflanzentheile auch in kohlensäurefreier Luft Sauerstoff müssen abspalten können. Ohne jegliche weitere Kritik stellt er sich nun die experimentelle Entscheidung über die Richtigkeit

---

1) Mit voller Genauigkeit wurde dieser Satz erst später von Boussingault (Agronomie, Tom. III. p. 266.) bewiesen.

dieses Postulats zur Aufgabe für seine Versuche. [1]) Demgemäsz wählte er Pflanzentheile, welche notorisch reich an organischen Säuren sind, nämlich die Ranken der *Rebe* und die Blätter des *Sauerklees*. Dasz er dabei nur ein negatives Resultat bekam, war nach Saussure's Untersuchungen mit Gewiszheit vorauszusehen, kann also nicht Wunder nehmen! Wohl aber, dasz er selbst sagt, „zu einem befriedigenden Resultate gelangt" zu sein (S. 428). Nicht blosz die Pflanzenphysiologie, sondern auch die Chemie, wie überhaupt jede Wissenschaft, stellen dafür denn doch andere Anforderungen!

Die Versuche selbst wurden in sehr flüchtiger Weise, und mit völligem Mangel an Selbstkritik angestellt. Ein Paar Angaben mögen als Beispiele davon hier Platz finden. Im Ganzen wurden, zur Beantwortung der erwähnten Frage mit *Sauerklee* nur zwei, mit der *Rebe* nur ein einziger Versuch gemacht (S. 418—421). In letzterem wurden die Ranken in einem abgeschlossenen kohlensäurefreien Raum am Sonnenlichte ausgesetzt: dabei beruht die ganze Schluszfolgerung auf dem Nichtverschwinden des sauren Geschmackes und der (bekanntlich unlöslich abgelagerten) Krystalle von kleesaurem Kalk (S. 418) während der Besonnung, sowie auf den in einer Tabelle verzeichneten Aenderungen des Gasvolumens. Welche Beweiskraft diesen letzteren zuzuschreiben ist, kann Jeder aus der vom Verfasser in „höchst naiver" [2]) Weise gemachten Angabe entnehmen, dasz die Ranken während der Dauer des Versuchs im Apparate stellenweise faulten! (S. 418.) Dasz hierdurch eine Fehlerquelle entstand, welche die Zuverlässigkeit der mitgetheilten Zahlen sehr fraglich macht, scheint Mayer einfach übersehen zu haben. Interessant sind in dieser Hinsicht einige andere Versuche, welche auf S. 443—450 ausführlich beschrieben werden. Ihr Zweck war, etiolirte Keimpflanzen durch Wundflächen Zuckerlösung aufnehmen zu lassen, und sie so zu

---

1) Wenn Mayer den Godlewski'schen Untersuchungen Ungenauigkeit vorwirft (S. 416), so beweist dies nur, dasz er dessen Hauptarbeit über den fraglichen Gegenstand (Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung der Blätter von dem Kohlensäuregehalt der Luft; Arb. d. Bot. Inst. in Würzburg. Heft III. 1873, S. 343) nicht kennt. Dies geht auch daraus hervor, dasz er nur eine nachträgliche Bestätigung citirt, welche Godlewski in der Flora 1873, S. 378 mittheilte.

2) Mayer gefällt sich an mehreren Stellen seines Aufsatzes (z. B. S. 414) die Ansichten anderer als „höchst naiv" zu bezeichnen; er sagt sogar S. 430: „Wir haben die Naivetät früherer Zeiten in der Auslegung solcher Beobachtungen allmählig eingebüszt." Von wem gilt das „Wir"?

gesteigerter Athmung zu veranlassen. Fast alle diese Versuche wurden durch Bakterienentwickelung in der Zuckerlösung (S. 447) und Fäulnisze der Pflanzen (S. 445) gestört; dennoch theilt der Verfasser die Volumina Kohlensäure, welche durch die Athmung der Pflanzen (zusammen mit dem Fäulniszprozesz!) gebildet wurden, in zahlreichen Tabellen mit!

Der Vollständigkeit wegen musz ich hier noch einige weitere Versuche anführen, und schicke ihnen dasjenige, was unsere Literatur zu ihrer Beurtheilung bietet, in gedrängter Form voraus. Bekanntlich üben organische Säuren eine zerstörende Wirkung auf den grünen Farbstoff, diesen wichtigen Bestandtheil der Chlorophyllkörner, aus. Stark saure Blätter (z. B. *Rebe*, *Sauerklee*) enthalten in dem Safte ihrer Zellen so viel von diesen Säure oder von deren sauren Salzen, dasz sie sich vollständig verfärben, sobald man ihr Protoplasma durch Eintauchen in kochendes Wasser tödtet, und so der Säure den Zutritt zu den Chlorophyllkörnern ermöglicht. [1]) Dabei verwandelt sich ihre lebhaft grüne Farbe in eine schmutzigbraune. Bei anderen, weniger sauren Blättern kann man denselben Effekt hervorrufen, indem man sie, nach vorherigem Tödten des Protoplasma, in verdünnte Lösungen von organischen Säuren eintaucht. War das Protoplasma nicht getödtet, so wehrt es den Säuren den Zutritt in ihm eingebetteten Chlorophyllkörnern ab; konzentrirtere Lösungen derselben Säuren können sich diesen Zutritt auch ohne jegliche Beihülfe verschaffen, indem sie selbst das Protoplasma tödten. Jeder, der diese Eigenschaft der Pflanzensäuren kennt, wird sich sehr über die „Naivetät" wundern, wenn es S. 442 heiszt: „Weitere Versuche haben sich noch darauf erstreckt, die Blätter von anderen Pflanzen, welche in ausgekochtem Wasser keinen Sauerstoff aushauchen, durch Imprägniren mit den Pflanzensäuren — — zu diesem Vorgange zu veranlassen. Wären derartige Versuche gelungen, so wäre auf diesem Wege viel eher Klarheit in die Natur der fraglichen Säuren gekommen, als nach der beschwerlichen analytischen Methode, die mir noch bevorsteht. Allein diese Versuche — — haben bis jetzt nur negative Resultate ergeben. Ja die meisten Blätter schienen mir unter solchen Zusätzen zu leiden."

Doch genug von den einzelnen Versuchen, deren Besprechung nur untergeordnetes Interesse hat. Nehmen wir den oben abgebrochenen Faden wieder auf, und wenden wir uns zu dem angeb-

---

1) Vergl. Kraus, Zur Kenntnisz der Chlorophyllfarbstoffe 1872, S. 68.

lich mit positivem Erfolge gekrönten Theil der Arbeit, und den darin mitgetheilten theoretischen Auseinändersetzungen. Ich schicke auch hier eine gedrängte Uebersicht des bereits Bekannten voraus.

Saussure's Arbeit über die Athmung und Assimilation der fleischigen Pflanzentheile befindet sich, wie bekannt, in dessen 1804 erschienenen „Recherches chimiques sur la végétation." 1) Dies Werk haben wir, wo es sich um eine die Ernährung der Pflanzen betreffende Frage handelt, anerkanntermaszen stets vor allen andern zu Rathe zu ziehen. Der berühmte Verfasser behandelt sein Thema in so völlig erschöpfender Weise, dasz ich keine andere Quellen zu citiren haben werde.

Schon oben wurde erwähnt, dasz die Pflanzen im Dunklen allgemein für jedes Volum Sauerstoff, das sie bei der Athmung aufnehmen, ein annähernd gleiches Volum Kohlensäure ausathmen, und dasz die fleischigen Pflanzentheile von dieser Regel unter gewissen Umständen eine scheinbare Ausnahme machen. Sie besitzen nämlich die merkwürdige Eigenschaft, eine gewisse Menge Kohlensäure für einige Zeit in ihrem Gewebe anhäufen zu können. Diese Quantität ist eine ziemlich bedeutende; so halten die Stammglieder von *Opuntia* (einer Cactacee) mehr als ihr eigenes Volum an Kohlensäure fest. Bei den eigentlichen Fettpflanzen, den *Agaven* u. m. A. fand Saussure diese Fähigkeit in nur wenig geringerem Masze. Bringt man Abends einen solchen fleischigen Pflanzentheil unter eine durch Quecksilber abgesperrte Glasglocke in einem dunklen Raum, so wird er zwar den Sauerstoff der Luft zur Athmung aufnehmen; die dabei entstehende Kohlensäure bleibt aber in seinem Gewebe gelöst. Dem Volum des verbrauchten Sauerstoffs entsprechend, nimmt also das Volumen der Luft unter der Glasglocke ab.

Wie zu erwarten, ist die Fähigkeit, Kohlensäure in sich anzuhäufen, keineswegs eine unbegrenzte. Bei der *Opuntia* nimmt unter der verdunkelten Glasglocke diese Quantität allmählig zu, bis sie nach 36—40 Stunden etwa 1¼ des Volums des Pflanzentheils beträgt. Dann ist die Pflanze mit dem Gase gesättigt, und indem der Athmungsvorgang ungestört fortdauert, läszt sie von nun an für jedes Volum Sauerstoff, das sie aufnimmt, ein gleiches Volum Kohlensäure entweichen. In diesem Zustande verhält sich die

1) S. 60—92; ein ausführliches Referat findet sich in Sach's Handbuch d. Exp.-Phys. d. Pfl. S. 281.

Fettpflanze also ebenso, wie eine gewöhnliche dünnblättrige Pflanze, welche alle gebildete Kohlensäure sogleich aushaucht.

Ist wirklich der unter den besprochenen Umständen in den fleischigen Pflanzentheilen sich anhäufende Körper Kohlensäure, und nicht vielleicht der Sauerstoff selbst, oder irgend eine andere Verbindung des Sauerstoffes? Saussure (S. 76) beantwortete diese wichtige Frage entschieden mit Ja, wenn er auch gesteht, seine Ueberzeugung nicht durch einen direkten Versuch belegen zu können. Er schlieszt es mit vollem Rechte aus der Erwägung, dasz alle die zahlreichen und verschiedenartigen Versuche und Beobachtungen, welche er mit fleischigen Pflanzentheilen anstellte, sich nur so erklären lassen. Im Lichte der jetzigen Anschauungen über die Gasdiffusion betrachtet, sind seine Versuche übrigens direkt beweisend. Ich hebe als Beispiele folgende Experimente Saussure's hervor:

Legte er ein Stück *Opuntia* Abends im Dunklen in eine Atmosphäre, der er künstlich Kohlensäure beigemengt hatte, so wurde nicht nur Sauerstoff, sondern auch ein Theil dieser Kohlensäure aufgenommen. Erreicht die Summe der beiden absorbirten Gase 1¼ Mal das Volum der Pflanze, so ist diese ebenso gesättigt, als wenn sie diese ganze Quantität Gas nur an Sauerstoff aufgenommen hätte. Aber während im letzteren Fall erst nach 36 Stunden die Sättigung eintritt, wurde sie bei gleichzeitiger Aufnahme von Sauerstoff und Kohlensäure bereits in 12 Stunden erreicht.

Ein Stammglied der *Opuntia* wurde, nachdem es im Dunklen 1¼ Volum Sauerstoff aufgenommen hatte, in einer kohlensäurefreien Athmosphäre dem Sonnenlichte ausgestellt. Unter solchen Umständen wird gewöhnlich die angehäufte Kohlensäure assimilirt, und entweicht dafür Sauerstoff. In einem solchen Versuch brachte nun Saussure starke Kalilauge neben der Pflanze unter den Rezipienten, und fand, dasz die Lauge hier eine bedeutende Quantität Kohlensäure aufnahm. Da nun die Luft vorher frei von Kohlensäure gemacht war, konnte das saure Gas nur von der Pflanze abgegeben sein, und muszte diese also solches in sich enthalten haben. So viel Kohlensäure vom Kali aufgenommen war, um soviel war auch das Volum des ausgehauchten Sauerstoffes, m. a. W. die durch Assimilation zerlegte Kohlensäure geringer.

Am meisten spricht nach Saussure für seine Meinung die Thatsache, dasz die Sauerstoffaufnahme nach wie vor der Sättigung des Pflanzentheils stattfindet, was jedenfalls die Möglichkeit einer Sättigung mit Sauerstoff ausschlieszt. Ferner hebt er hervor, dasz

die Quantität, welche *Opuntia* von dem fraglichen Gase in sich festhalten kann, nicht unter allen Umständen dieselbe ist. In freier Luft kann sie nicht mehr als ihr eigenes Volum; unter einer Glasglocke aber 1¼ Volum festhalten. Wir wissen jetzt, dasz die Ursache dieser Verschiedenheit in der gröszeren Spannung zu suchen ist, welche das Kohlensäuregas unter der Glocke erreichen konnte, in dem es während der Zeitdauer jenes Versuchs in gröszerer Menge durch die Athmung gebildet wurde, als es im Gewebe angehäuft werden konnte.

Diese und mehrere andere Versuche Saussure's zeigen, dasz die Menge, welche eine Pflanze von dem fraglichen Gase in sich anhäufen kann, von der Spannung der Kohlensäure in der umgebenden Atmosphäre (und dem unbekannten Absorptions-coeffizienten des Zellsaftes) abhängt. Daher musz nothwendig, nach dem was wir jetzt über die Gasdiffusion wissen, der angehäufte Körper auch selbst Kohlensäure sein.

Nachdem Saussure nun die Athmungserscheinungen im Dunklen ausführlich klar gelegt hatte, stellte er die Frage, ob die im Gewebe angehäufte Kohlensäure nun auch zur Assimilation verwendet werden kann. Er bringt fleischige Pflanzentheile, welche er im Dunklen vorher eine gemessene Quantität Sauerstoff hatte aufnehmen lassen, in kohlensäurefreier Luft an die Sonne. Hier gaben sie im Verlauf von einigen Stunden die ganze Menge Sauerstoff zurück, welche sie vorher aufgenommen und in Form von Kohlensäure festgehalten hatten. Er variirte den Versuch mit Exemplaren, welche vorher viel, und anderen, welche vorher wenig Gas aufgenommen hatten; stets war die Menge des entweichenden Gases dem des vorher aufgenommenen gleich. Es unterlag also keinem Zweifel, dasz alle bei der Athmung im Dunklen angehäufte Kohlensäure, im Licht zur Bildung von organischer Substanz unter Abspaltung von Sauerstoff verbraucht werden kann.

Schlieszlich gelang es Saussure den Nachweis zu liefern, dasz der erwähnte Unterschied zwischen den fleischigen und den dünnblättrigen Pflanzen, nur ein gradueller ist. Er konnte auch die letzteren Kohlensäure absorbiren lassen, indem er sie in einem abgeschlossenen Raum verweilen liesz, wo die ausgeathmete Kohlensäure eine höhere Spannung erreichen konnte als an der freien Luft. Brachte er dann rasch die mit dem sauren Gas beladene Pflanze unter eine kohlensäurefreie Glocke und an die Sonne, so konnte er die Sauerstoffabspaltung aus der absorbirten Kohlensäure beobachten.

Es würde mich zu weit führen, hier noch mehr aus dem reichen Inhalt des Saussure'schen Aufsatzes mitzutheilen. Hoffentlich wird das Obige hinreichen für die Beurtheilung von Mayer's Arbeit über denselben Gegenstand, zu deren Besprechung ich jetzt komme.

Allererst fällt uns auf, dasz Mayer Saussure's berühmtes Werk in seiner Arbeit nicht berücksichtigt, ja es offenbar gar nicht gekannt hat! Ebenso wenig wie einem Pflanzenphysiologen, können wir einem Agrikulturchemiker, wie Mayer, die Unkenntnisz dieses grundlegenden Werkes irgendwie verzeihen. Aber dem in der pflanzenphysiologischen Literatur weniger Bewanderten dürfte diese Arbeit nicht entgehen können, da ihre Ergebnisse in jedem ordentlichen Handbuch aufgeführt werden. Ohne Schwierigkeit kann sich Jeder in dieser Frage über den jetzigen Stand unserer Wissenschaft orientiren.

Ohne irgend welche Kenntnisz der maszgebenden Literatur, unternimmt es nun Mayer, wie er selbst sagt, an einem Hauptsatze der modernen Physiologie zu rütteln (S. 432). Ja, er rühmt sich eines solchen Wagnisses unter dem Vorgeben, dasz es vor ihm noch Niemand gethan habe (ibid.). Wir werden gleich sehen, wie schwer er dieses Vorgehen hat büszen müssen.

Zuerst will ich aber über den experimentellen Theil der Mayer'schen Untersuchung kurz referiren. Die Veranlassung dazu bildeten ein Paar unbestimmte Angaben in einem älteren Buche [1]) und die Aussage Mohl's dasz „bei manchen Pflanzen mit fleischigen Blättern sich in jeder Nacht eine Säure bildet, welche bei Tage wieder zersetzt wird."[2]) Zunächst stellte er einige Versuche zur Bestätigung dieser Angaben an. Er benutzte zu diesen und den späteren Experimenten zwei Fettpflanzen: *Bryophyllum calycinum* und *Crasssula arborescens*. An diesen wies er Morgens die saure, Abends aber neutrale oder schwach alkalische Reaktion nach. Also verschwand wirklich die Säure am Lichte. Auch bestimmte er deren Menge durch Titriren. Er liesz jetzt die Morgens eingesammelten Blätter in einem abgeschlossenen kohlensäure freien Raum von der Sonne bescheinen, und beobachtete unter Umständen eine Vermehrung des umgebenden Gasvolumens durch Ausscheidung von Sauerstoff. Dabei bildete sich in den Chlorophyllkörnern Stärke; die beobachtete Ausscheidung von Sauerstoff war also wirklich mit Assimilation verbunden. Eine weitere Bestätigung

1) Landgrebe, Ueber das Licht 1834, S. 350; citirt von Mayer l. c. S. 429.
2) Mohl, Vegetabilische Zelle S. 248, Anm.; citirt von Mayer ebendaselbst.

hierfür lieferte die Beobachtung, dasz die Sauerstoffabspaltung dieselben Beziehungen zur Lichtintensität und zum farbigen Lichte zeigte, welche bei anderen Pflanzen bekannt sind.

Resultat dieser Versuche war also, dasz die von Mohl angegebene Zersetzung der Säure am Lichte alle Eigenschaften der gewöhnlichen Assimilation hatte. Ferner beobachtete Mayer noch, dasz die *Bryophyllum*-Blätter im Dunklen das Volum der umgebenden Luft vermindern (S. 434), ohne die Bedeutung dieses Faktums einzusehen. Wenn nun auch die Versuche viel zu wenig zahlreich und zu unvollständig beschrieben sind, um darauf Schlüsse von allgemeiner Bedeutung zu bauen, so lehren uns doch die oben beschriebenen, viel ausführlicheren Untersuchungen von Saussure, dasz die direkten Beobachtungsresultate Mayer's wenigstens nicht mit der Wahrheit in Widerspruch sind.

Statt nun diese Versuche auf zahlreiche Pflanzen auszudehnen und unter möglichst verschiedenen Umständen zu wiederholen, um dadurch zu einer möglichen Erklärung der scheinbaren Abweichung von der allgemeinen Regel zu gelangen — statt sich durch sie zu einem eingehenden Studium der vorliegenden Literatur veranlaszt zu sehen, scheint es Mayer passender und bequemer zu finden, seine unreife Arbeit sogleich zu veröffentlichen und ihr durch eine lange Reihe von allgemeinen Betrachtungen, welche „das methodologische Interesse" (S. 450) und „die theoretische Bedeutung der neuen Thatsache" (S. 441) darzuthun bestimmt sind, den Anschein einer „algemein physiologischen Wichtigkeit" (S. 441) zu geben. Die Oberflächlichkeit einer solchen Arbeitsmethode brauche ich hier ebenso wenig hervorzuheben, wie die prinzipielle Unrichtigkeit jener theoretischen Auseinandersetzungen. Lieber beschränke ich mich darauf, die Hauptpunkte wörtlich anzuführen, indem ich für die Beurtheilung auf die oben aus Saussure mitgetheilten Stellen verweise.

Aus seinem „unerwarteten Fund" schlieszt er zunächst, dasz „an der Thatsache, dasz grüne Pflanzentheile im Sonnenlichte auch aus anderem Material als aus Kohlensäure Sauerstoff abzuspalten vermögen, nicht mehr zu zweifeln ist" (S. 438). „Die titrirbaren Pflanzensäuren (?) verschwinden gleichzeitig mit dem Auftreten des Sauerstoffs," es würde also spitzfindig sein, an ihrer Verarbeitung zu zweifeln (S. 439). Offenbar ist nun „die Frage eine offene und hochwichtige, welche Pflanzensäure zur Sauerstoffspaltung unter diesen Umständen dient?" (ibid.) Denn diese Säure bekommt „den Charakter eines Uebergangsgliedes zwischen

Kohlensäure und Kohlehydraten, über welches man seither viele vage Vermuthungen gehegt hat, dessen man aber niemals habhaft werden konnte" (S. 441). Obgleich nun Mayer meint, „mit dem gemachten Funde der näheren Erörterung des Assimilationschemismus plötzlich näher zu rücken" (ibid.), so macht er doch nur einige schwache und völlig resultatlose Versuche, die fragliche Säure nun auch wirklich kennen zu lernen. Die soeben „hochwichtig" genannte Frage bleibt einfach ungelöst (S. 440.)

Nach einigen Betrachtungen über die angebliche „Rohheit, in welchem sich die Methoden der Beobachtung des Assimilationsprozesses zur Zeit noch befinden" (S. 450), versucht er es, auf seine Resultate eine bessere Beobachtungsmethode zu gründen, und schlieszt mit der Versicherung, dasz bei ihm „gar kein Zweifel darin besteht, dasz aus diesen Anfängen eine sehr brauchbare Methode wird ausgearbeitet werden können" (S. 452).

Zwischen all' diesen unbegründeten Behauptungen und unkritisch gestellten Fragen taucht gelegentlich einmal ein einziger guter Gedanke auf. Sogleich wird er aber, als dem Gange der Arbeit nicht entsprechend, ohne weitere Gründe bei Seite geschoben. Es ist der Gedanke, dasz die im Dunklen entstehende und sich anhäufende Säure vielleicht Kohlensäure wäre! „Ich habe," sagt Mayer hierüber in einer Note (S. 439), „diese Möglichkeit vielfach erwogen und auch experimentell zu erörtern versucht. Am beweiskräftigsten dagegen scheint mir zu sein, dasz in einem sauren Zellsafte die Bedingungen für eine spezifische Kohlensäure-Absorption gerade ungünstige sind." Und S. 430 giebt er selbst an, dasz die Blätter Abends neutral oder schwach alkalisch reagiren!

Kurz zusammenfassend müssen wir also sagen: Mayer hat die maszgebende Literatur über den von ihm behandelten Gegenstand nicht gekannt. Die wenigen von ihm angestellten Versuche bringen Nichts, was nicht längst besser bekannt wäre. Seine Untersuchungsmethode weicht in jeder Hinsicht von den Prinzipien wahrer Naturforschung ab. Seine theoretischen Betrachtungen endlich sind, um seine eigenen Worte (S. 429) zu gebrauchen, „die Druckerschwärze nicht werth, welche man an sie verschwendet" hat.

Und das Uebergangsglied zwischen Kohlensäure und Kohlenhydraten, das Mayer aufgefunden zu haben glaubt, ist einfach die Kohlensäure selbst.

(Landwirthschaftliche Jahrbücher, Jrg. V, 1876, S. 469.)

OVER DE BETEEKENIS DER ORGANISCHE ZUREN IN DE PLANTEN.

Over dit onderwerp verscheen in de laatste aflevering van den jaargang 1875 van het tijdschrift „Die landwirthschaftlichen Versuchsstationen" een opstel van Dr. Adolf Mayer, ten titel voerende: *Ueber die Bedeutung der organischen Säuren in den Pflanzen* 1). Hoe oppervlakkig en vol gebreken dit onderzoek ook zij, treedt het toch met de bewering op, door een nieuw ontdekt feit eene der belangrijkste wetten der plantenphysiologie, ten minste in haar tegenwoordigen algemeenen vorm, te kunnen weêrleggen. Het geldt de stelling, dat koolzuur eene onmisbare voorwaarde voor de afscheiding van zuurstof door groene plantendeelen is (l. c., p. 432).

Tegenover deze door talrijke, uitvoerige onderzoekingen van de beroemdste plantenphysiologen volkomen bewezen wet, stelt de schrijver als resultaat zijner proeven de stelling op, „dat groene plantendeelen in het zonlicht ook uit ander materiaal dan uit koolzuur zuurstof kunnen afscheiden" (p. 438). Welk dit ander materiaal is, leeren zijne proeven niet; op later te vermelden gronden neemt hij aan, dat het een organisch zuur is, maar welk zuur, dit laat hij geheel onbeslist.

Even noodzakelijk als het is, de grondslagen der wetenschap telkens aan de ervaring te toetsen, even nadeelig is het voor haren vooruitgang, zoo hare grondslagen in openbare geschriften zonder voldoende gronden in twijfel worden getrokken. Vooral is dit het geval, wanneer zulks geschiedt door schrijvers, die met de bewijzen voor de door hen aangetaste wetten niet of slechts hoogst onvolledig bekend zijn, ja die zich de moeite niet gaven, aan de werken der hoogste autoriteiten op het door hen behandeld gebied de noodige aandacht te wijden. Dan wordt het voor anderen, die op de aangetaste grondslagen wenschen voort te bouwen, tot plicht, deze vooraf tegen ongerechtvaardigde aanvallen te verdedigen, en de onwetenschappelijke handelwijze des aanvallers klaar in het licht te stellen.

Naar mijne meening verkeert het geciteerde stuk van Dr. Mayer in het aangeduide geval; ik wensch daarom aan te toonen, dat de

1) l. c. Bd. XVIII, Heft 6, p. 410—452.

baanbrekende onderzoekingen van de Saussure en andere beroemde planten-physiologen Mayer's beweringen rechtstreeks weêrleggen, en dat onbekendheid met hunne werken en eene zeer oppervlakkige methode van onderzoek de oorzaken van zijne onjuiste conclusiën zijn. De argumenten voor het hier uitgesproken oordeel heb ik uitvoerig uiteengezet in eene kritiek van zijne verhandeling, welke kritiek hiervòòr is afgedrukt.[1]. Op enkele hoofdpunten daarvan wensch ik ook hier opmerkzaam te maken, terwijl ik voor bewijzen en citaten naar de genoemde kritiek verwijs.

Ten einde het overzicht gemakkelijk te maken wil ik eerst in het kort aangeven, wat over de koolzuur-ontleding door de planten in de planten-physiologie bekend is, om later daarmede de proeven en beweringen van Dr. Mayer te vergelijken.

Iedereen weet, dat groene plantendeelen, zoo zij door zonlicht, of in het algemeen door licht van voldoende sterkte, beschenen worden, koolzuur kunnen ontleden. Daarbij laten zij zuurstof ontwijken, terwijl de koolstof van het koolzuur zich met de elementen van het water tot organische stof verbindt. Dit proces is de bron van alle organische stof in de planten. Deze belangrijke wet werd in haar geheelen omvang het eerst door de Saussure uitgesproken en door tal van proeven bewezen[2]. Later toonde Boussingault[3] aan, dat in den regel het volumen der afgescheiden zuurstof gelijk is aan het volumen van het ontlede koolzuur, dat m. a. w. evenveel zuurstof afgescheiden wordt als in het ontlede koolzuur bevat is, en dat dus het eerste produkt van dit proces eene stof moet zijn, die de elementen van het water in dezelfde verhouding bevat als het water zelf, maar met koolstof verbonden. Reeds hieruit kan men met groote waarschijnlijkheid afleiden, dat het bedoelde produkt een koolhydraat zal zijn.

Gaan wij thans na, welke veranderingen in de cellen kunnen worden waargenomen, tijdens deze ontleding in haar plaats vindt. De cellen van het groene bladmoes der bladeren bestaan uit drie deelen: den celwand, het protoplasma en het celvocht. Het protoplasma is het eigenlijke levende deel der cel; het vormt een dunne bekleeding aan de binnenzijde van den celwand, die overal dicht tegen dezen aanligt, nergens eene opening heeft, en dus het cel-

1) Ueber A. Mayer's vermeintliche Entdeckung eines Uebergangsgliedes zwischen Köhlensäure und Stärke bei der Assimilation der Pflanzen. (*Opera II.* S. 227).

2) Th. de Saussure, Recherches chimiques sur la végétation, 1804.

3) Boussingault, Agronomie, Tom. III, p. 266.

vocht aan alle zijden volkomen omsluit. Het protoplasma is een geleiachtig, ongekleurd lichaam, waarin een aantal betrekkelijk groote, groene korrels, de zoogenoemde bladgroenkorrels, liggen. Deze zijn door het protoplasma aan alle kanten omgeven, en dus nergens met het celvocht in aanraking. Het celvocht is steeds zuur. Welke de reactie van het protoplasma is, weet men niet; men vermoedt, dat zij zwak alkalisch of neutraal is. Dat het protoplasma een andere reactie kan hebben dan het celvocht, waarmede het onmiddellijk in aanraking is, is een gevolg daarvan, dat het eerste (of ten minste zijne uiterste lagen) voor het organische zuur van het celvocht ondoordringbaar is. Dit mag men o. a. afleiden uit sommige gevallen, waarin het celvocht zeer veel zuur bevat. Het bedoelde organische zuur toch werkt vernietigend op de groene kleurstof der bladgroenkorrels, iets wat men gemakkelijk kan aantoonen, zoo men bladeren van *klaverzuring* in kokend water dompelt. Men ziet ze dan terstond bruin worden; het protoplasma wordt door het koken gedood, en het zuur kan nu in de bladgroenkorrels doordringen.

Reeds lang wist men, dat in de bladgroenkorrels gewoonlijk kleine zetmeelkorreltjes aangetroffen worden; welke de beteekenis van dit zetmeel was, werd echter eerst door Sachs ontdekt. Hij toonde aan, dat dit zetmeel juist onder dezelfde omstandigheden ontstaat, onder welke de planten koolzuur ontleden, en leidde daaruit af, dat dit zetmeel het eerste produkt dier ontleding is. Gelijk men weet, is zetmeel een koolhydraat; zijne scheikundige samenstelling voldoet dus aan de eischen, door de resultaten van Boussingault gesteld.

Hiermede was de grondslag voor dat gedeelte van de voedingsleer der planten gevonden, hetwelk de organische bestanddeelen behandelt; deze leer had verder slechts de veranderingen te bestudeeren, door welke uit het zetmeel of zijne omzettingsprodukten, onder den invloed der overige, anorganische stoffen, de zoo uiterst verschillende organische verbindingen ontstaan, waaruit de plant opgebouwd is.

De bronnen, waaruit groene plantendeelen door reductie hare organische stof maken, zijn dus uitsluitend koolzuur en water. Op dezen regel is geen uitzondering bekend. Op eene schijnbare uitzondering maakte echter de Saussure in hetzelfde werk opmerkzaam, waarin hij zijne stelling bewees. Deze uitzondering betreft de vetplanten. De Saussure vond namelijk, dat deze onder sommige omstandigheden ook in koolzuur-vrije lucht belangrijke hoeveelheden

zuurstof kunnen ontwikkelen, zoodat het den schijn heeft, alsof zij deze uit eene andere stof dan koolzuur afscheiden. Door een lange reeks van proeven 1) toonde hij echter op overtuigende wijze aan, dat het in werkelijkheid ook hier koolzuur is, dat ontleed wordt. Hij bewees, dat vetplanten des nachts, wanneer zij, even als alle andere planten, voortgaan zuurstof op te nemen en daarvoor koolzuur te vormen, dit koolzuur niet met gelijke snelheid kunnen uitademen, maar het in haar weefsel ophoopen. Zóó met koolzuur beladen aan het licht gebracht, kunnen zij dit door haar zelven gevormde even goed als ander koolzuur ontleden, en daardoor zuurstof laten ontwijken. Evenveel zuurstof als bij de ademhaling des nachts in koolzuur omgezet en als zoodanig in de plant opgehoopt is, evenveel zuurstof kunnen zij dan ook in een koolzuur-vrije omgeving aan het licht weer afscheiden. Dat vetplanten hierin niet qualitatief, maar slechts quantitatief van andere planten verschillen, bleek o. a. daaruit, dat het aan de Saussure onder gunstige omstandigheden gelukte hetzelfde verschijnsel ook bij dunbladige planten, hoewel natuurlijk in mindere mate, waar te nemen.

Of aan dit ophoopen van koolzuur in het donker en aan het verbruik daarvan in het licht ook het bekende feit toe te schrijven is, dat het weefsel van vetplanten 's morgens vroeg een zuren smaak heeft, dezen echter gedurende den dag geheel verliest om hem 's nachts weer terug te krijgen, is eene vraag, die door de Saussure niet beslist is. Het ware niet onmogelijk, dat bij de ademhaling, behalve koolzuur, tijdelijk ook nog een ander zuur ontstaat, dat slechts langzamerhand in koolzuur verandert om later als zoodanig in de bladgroenkorrels opgenomen en ontleed te worden.

Gaan wij thans na, welke argumenten Mayer voor zijne stelling aanvoert. Gelijk wij reeds opmerkten, heeft hij de Saussure niet met aandacht gelezen; Boussingault schijnt hem eveneens onbekend. En toch kan men, door eenvoudig een physiologisch handboek over dit onderwerp na te slaan, zich gemakkelijk bekend maken met den inhoud van deze beide werken, van welke iedereen weet, dat zij bij onderzoekingen over de voedingsleer der planten steeds in de allereerste plaats geraadpleegd behooren te worden.

Eene losse opmerking van Mohl 2) vormt het uitgangspunt voor Mayer's onderzoek. Mohl geeft aan, „dat bij vele planten met

1) l. c. p. 60—92.

2) Mohl, Vegetabilische Zelle, S. 248, Anmerkung. (Geciteerd door Mayer, p. 429).

vleezige bladen 's nachts een zuur ontstaat, hetwelk des daags weer ontleed wordt." Mayer deed met een paar Crassulaceeën eenige proeven om de juistheid dezer mededeeling te toetsen, en vond daarbij, dat bij die ontleeding zuurstof ontwijkt en zetmeel in de bladgroenkorrels gevormd werd. De vraag was dus nu, welk zuur zich 's nachts in de vetplanten ophoopt en des daags weder ontleed wordt. Hier neemt Mayer nu zonder verdere proeven aan, dat dit zuur een organisch zuur is, en hij tracht dit vermoedelijke zuur uit het weefsel af te zonderen en de natuur er van te leeren kennen. De hiertoe genomen proeven mislukten echter tot nog toe alle, zoodat de vraag, welk zuur hier de beschreven rol speelt, eenvoudig onbeantwoord bleef.

Dit belet niet, dat Mayer aan zijne vermeende ontdekking eene lange reeks van theoretische beschouwingen verbindt, die wij thans kort bespreken willen.

Hij besluit:

1°. Dat zich in de vetplanten 's nachts een *organisch zuur* ophoopt, dat over dag in de bladgroenkorrels in zetmeel en zuurstof ontleed wordt.

2°. Dat dus koolzuur geen voorwaarde voor de zetmeelvorming in de chlorophylkorrels onder den invloed van het licht is.

3°. Dat hetzelfde organische zuur bij de koolzuur-ontleding ook bij de overige planten als overgangs-stadium tusschen het koolzuur en het zetmeel optreedt.

Dat deze conclusiën, en met haar de geheele reeks van daaraan geknoopte algemeene beschouwingen, onjuist zijn, blijkt uit de hierboven aangehaalde proeven van de Saussure ten duidelijkste. Het zuur in quaestie is toch eenvoudig koolzuur; en de zuurstof-afscheiding geschiedt dus hier, even als bij alle andere planten, uit koolzuur.

De conclusiën van Mayer zijn echter ook niet logisch en het gevolg van een hoogst vluchtige methode van onderzoek. Het is toch duidelijk, dat, om te bewijzen dat een heerschende overtuiging onjuist is, zoo niet een weerlegging der vroegere onderzoekingen, dan ten minste toch rechtstreeks bewijzende proeven noodig zijn. Het opstellen van een nieuwe hypothese ter verklaring der verschijnselen kan hier in geen geval als bewijs beschouwd worden. Het is dus niet voldoende te weten, dat het zuur der vetplanten tijdens het ontstaan van zetmeel verdwijnt, zelfs niet al ware het bewezen, dat het een organisch zuur was. Men moet, vóór alles, ook weten, dat het vermeende organische zuur als zoodanig in de

bladgroenkorrels wordt opgenomen, en dat het niet eerst in het celvocht in koolzuur wordt omgezet, hetwelk dan in de bladgroenkorrels dringt en op de gewone wijze ontleed wordt. Het vermoeden, dat bij de ademhaling de organische zuren in koolzuur omgezet worden, ligt voor de hand en kan niet zonder bewijs als onmogelijk beschouwd worden. Wilde Mayer dus een rechtstreeksch bewijs voor zijne stelling leveren, zoo bleef hem geen andere weg over, dan de microchemische. Het was zijn plicht het organische zuur *in* de bladgroenkorrels of ten minste *in* het protoplasma zelf aan te toonen; want, gelijk wij hierboven gezien hebben, de aanwezigheid van een zuur in het celvocht is nog geen bewijs voor zijn voorkomen in het protoplasma.

De noodzakelijkheid van een bewijsvoering volgens deze methode werd door Mayer ook zelfs niet vermoed. Daarentegen rees bij hem, in den loop zijner theoretische beschouwingen, toch ook het vermoeden op, dat het zuur in quaestie wel eens koolzuur konde zijn! Hooren wij door welke argumenten hij deze mogelijkheid van de hand wijst. „Ich habe,” zegt hij hierover, (p. 439) „diese Möglichkeit vielfach erwogen und experimentell zu erörtern versucht. Am beweiskräftigsten dagegen scheint mir zu sein, dass in einem sauren Zellsafte die Bedingungen für eine specifische Kohlensäureabsorption gerade ungünstige sind.” En bladz. 430 geeft hij zelf aan, dat de bladen 's avonds (dus als zij zullen beginnen het zuur te vormen en te absorbeeren) neutraal of zwak alkalisch reageeren.

Dat de derde zijner hierboven aangehaalde conclusiën, waarbij zijn vermeende ontdekking niet meer tot de twee of drie onderzochte planten beperkt blijft, maar hypothetisch tot verklaring van de koolzuur-ontleding bij groene planten in het algemeen gebruikt wordt, zelfs op den naam van een wetenschappelijke hypothese geen aanspraak kan maken, behoeft wel geen betoog.

Evenmin wensch ik zijne breed uitgewerkte beschouwingen over het belang der vermeende ontdekking hier te bespreken.

Hetzelfde gebrek aan kritiek, dat Mayer bij het afleiden van conclusiën uit zijne waarnemingen verraadt, vindt men in de wijze, waarop hij zijne proeven neemt, terug. Voorbeelden ten bewijze hiervan heb ik in de bovenaangehaalde kritiek vermeld; hier moge een enkel genoeg zijn. Mayer trachtte kiemplanten suiker uit een oplossing te laten opnemen, ten einde de vraag te beantwoorden, of daardoor hare ademhaling versterkt kon worden. Hij sneed daartoe het worteluiteinde af, dompelde de wondvlakte in het suikerwater en bracht het geheel in een toestel, waarin de hoeveelheid zuurstof,

die bij de ademhaling verbruikt werd, kon worden afgelezen. In bijna al deze proeven ontstond door bederf der oplossing onder ontwikkeling van bacteriën (p. 447) en door verrotting der planten aan de wondvlakte (p. 445) een wellicht belangrijke bron van fouten, die het in elk geval onmogelijk maakt, de grootte van de ademhaling der planten te beoordeelen. Toch acht Mayer hare resultaten belangrijk genoeg, om ze in talrijke tabellen mede te deelen!

Deze en andere, in mijne aangehaalde kritiek nader uiteengezette beschouwingen leiden naar mijne meening tot de volgende conclusie. Mayer heeft de wetenschappelijke literatuur over het door hem behandelde onderwerp niet gekend. De weinige door hem verrichte proeven leeren niets, wat niet reeds lang beter bekend was. Zijne methode van onderzoek mist die degelijkheid, welke het eerste vereischte van een nauwkeurig natuur-onderzoek is, en de uit zijne proeven afgeleide theoretische beschouwingen vervallen derhalve van zelve.

April 1876.

(Maandblad van Natuurwetenschappen, Jrg. 6, 1876, p. 101).

A. MAYER'S ANTWOORD OP MIJNE BESCHOUWINGEN OVER DE BETEEKENIS DER ORGANISCHE ZUREN IN DE PLANTEN.

Op mijne beschouwingen [1]) over de wetenschappelijke waarde van A. Mayer's laatste onderzoek, waarbij deze landbouw-scheikundige eene algemeen erkende wet der plantenphysiologie aanvalt, is door dezen in eene afzonderlijke brochure „Ueber die Sauerstoffausscheidung fleischiger Pflanzen (Heidelberg, C. Winter)" geantwoord. Dit antwoord bevat slechts een kritiek van de onderzoekingen van de Saussure en vult daardoor een leemte in Mayer's oorspronkelijk opstel aan, op welke ik hem opmerkzaam gemaakt had. Een uittreksel uit dit antwoord is in No. 8 van het Maandblad voor Natuurwetenschappen Jrg. 6 geplaatst.

Tegen mijn oordeel over zijne methode van onderzoek en over genoemden aanval voert Mayer in deze beide opstellen geen argumenten aan. Over de in zijne oorspronkelijke verhandeling als hoogst belangrijk op den voorgrond gestelde beweringen wordt thans door hem het stilzwijgen bewaard. Hij kritiseert slechts de proeven van de Saussure en deelt daarbij eenige nieuwe proeven over hetzelfde onderwerp mede. Dat hierdoor aan mijn oordeel over zijne verhandeling niets veranderd kan worden, spreekt van zelf.

Ik zoude dus op dit onderwerp niet terug behoeven te komen, zoo niet Mayer, door een verwisseling van twee schijnbaar gelijkluidende, in werkelijkheid geheel verschillende stellingen, den schijn aannam, de bewering, die de basis zijner theorie uitmaakte, rechtstreeks te kunnen bewijzen.

Deze omstandigheid dringt mij, de zaak hier nogmaals ter sprake te brengen en het onwetenschappelijke van deze handelwijze aan te toonen. Het is daarbij niet noodig, de door hem aangevoerde proeven te kritiseeren, want of deze nauwkeurig en hare resultaten juist zijn, is van geen belang tegenover het feit, dat zij tot het door mij in hoofdzaak gekritiseerde gedeelte zijner verhandeling in geen verband staan. Slechts dit laatste wensch ik in het licht te stellen.

---

1) *Opera IV,* S. 227 en 240.

Laat ons dus aannemen, dat de hypothese 1) van het ontstaan van een organisch zuur de waarnemingen van de Saussure verklaren kan, en dat men in de bladen der vetplanten dikwijls in het geheel geen koolzuur, of ten minste niet meer dan sporen daarvan, kan aantoonen, gelijk Mayer dit in zijne proeven vond. Gaan wij na, of daarmede de door mij gekritiseerde basis zijner theorie kan bewezen worden.

De nieuwe stelling, door welke Mayer de algemeen bekende wet over de koolzuur-ontleding door groene plantendeelen wenschte vervangen te zien, is op bladz. 438 van zijne oorspronkelijke verhandeling 2) uitgesproken. Aldaar leest men: „In soweit können also die vorgeführten Versuche als abgeschlossen betrachtet werden, als an der Thatsache, dass grüne Pflanzentheile im Sonnenlichte auch aus anderem Material als aus Kohlensäure Sauerstoff abzuspalten vermögen, nicht mehr zu zweifeln ist."

De bedoeling van deze stelling kan aan geen twijfel onderhevig zijn; trouwens Mayer spreekt zijn meening ook op andere plaatsen even duidelijk uit 3). Het andere materiaal zijn volgens hem de plantenzuren, van welke hij beweert, dat zij door verdere reductie onder den invloed van het zonlicht, evenals in de gewone gevallen het koolzuur, in zetmeel of andere neutrale stoffen omgezet worden. Dit is het uitgangspunt voor zijne theoretische beschouwingen.

Het is tegen deze stelling, de basis zijner theorie, en het argument, waarop hij een algemeen erkende wet der plantenphysiologie aantast, dat ik gemeend heb te moeten opkomen, gelijk uit den aanhef mijner kritiek duidelijk genoeg blijkt.

Mayer echter vat dit anders op. Hij zegt aan het hoofd van zijn antwoord: „Het hoofdbezwaar van de Vries is mijne bewering, dat uit de groene organen van vele planten, bij afwezigheid van koolzuur, vrije zuurstof kan ontwikkeld worden 4).

---

1) Evenmin als in zijn eerste stuk kan Mayer in de beide laatste opstellen omtrent de natuur van dit zuur meer dan losse vermoedens mededeelen. Zie Maandblad 6, blz. 120, Al. 1.

2) Landwirthsch. Versuchsstationen, 1875, Bd. 18.

3) Zoo bijv. l. c. bladz. 439, na discussie van een andere verklaringswijze: „Das Licht hat also auch nach dieser möglichen Version die Fähigkeit bei den Crassulaceen den Sauerstoff aus einer anderen Bindung zu befreien als aus der Kohlensäure, und das ist ja das Ganze, was vorerst mit aller Sicherheit behauptet werden soll."

4) Maandblad 6, bladz. 117. Al. 3; deze bewering vindt men in het oorspronkelijk opstel op pag. 342: ik heb haar in mijn kritiek, wegens een in den text opgegeven reden, niet geciteerd.

Deze stelling is dubbelzinnig. Slechts wanneer absolute afwezigheid van koolzuur beweerd wordt, kan zij met de door mij gekritiseerde stelling identisch zijn. Zoo echter slechts afwezigheid van meetbare hoeveelheden koolzuur bedoeld wordt en op sporen van dit zuur niet gelet wordt, is haar vorm een zuiver empirische en is zij noch met de andere bewering identisch, noch een volledig bewijs voor deze. In Mayer's beide laatste opstellen wordt slechts van de afwezigheid van noemenswaardige hoeveelheden koolzuur gesproken [1]; de stelling wordt hier klaarblijkelijk als empirisch opgevat.

Had Mayer zich in zijn eerste stuk tot het verkondigen van deze empirische stelling beperkt, ik zoude geen aanleiding gevonden hebben, zijn verhandeling te kritiseeren. Daaruit kunnen toch noch de beweerde onjuistheid van Senebier's wet, noch Mayer's theoretische beschouwingen afgeleid worden. Zij is met geen bekende, algemeene wet in strijd en op zich zelve van zeer ondergeschikt belang.

Dat deze empirische stelling, wel verre van met de door mij gekritiseerde bewering identisch te zijn, zelfs geen volledig bewijs voor haar levert, blijkt reeds uit mijn eerste kritiek [2].

Daar toch heb ik aangetoond, dat, zelfs zoo men met Mayer aanneemt, dat zich 's nachts in de bladen der vetplanten een organisch zuur vormt, dit zuur toch bij de ademhaling voortdurend tot koolzuur geoxydeerd kan worden, hetwelk dan door het licht op de gewone wijze gereduceerd wordt. De zuurstof-afscheiding kan dan, even als altijd, uit koolzuur plaats vinden [3]. De oorspronkelijke bewering van Mayer, dat zuurstof-afscheiding uit een andere verbinding dan koolzuur plaats vindt, is dus, ook in de veronderstelling van de juistheid zijner empirische resultaten, niet alleen onbewezen, maar zelfs als hypothese geheel overbodig.

Of dit langzaam ontstaande koolzuur zich tot een meetbare hoeveelheid kan ophoopen, of steeds terstond ontleed wordt, naarmate

---

1) B.v. Maandblad 6, bladz. 119 reg. 23 v. bov.; bladz. 122 reg. 2 en 4 v. bov.; bladz. 123 reg. 12 v. ond.

2) *Opera IV,* bladz. 244.

3) Ook Mayer schijnt de mogelijkheid van zulk eene verklaring thans in te zien; ik vermoed ten minste, dat hieraan de vreemde opéénstapeling van onwaarschijnlijke hypothesen op bladz. 120, Al. 1, van het Maandblad, en vooral de zin „Uit dit gereduceerde koolzuur stamt de vrijwordende zuurstof af," is toe te schrijven.

het ontstaat, doet niets ter zake. De Saussure kon het koolzuur in sommige proeven aantoonen, in andere niet; aan Mayer gelukte het nog niet, meer dan sporen er van te vinden. Wellicht is dit bij verschillende planten verschillend. Doch dit zijn bijzaken.

Hoofdzaak is, dat, ook al geeft men toe, dat Mayer's nieuwe proeven zijn empirische stelling bewijzen, daardoor het punt in quaestie tegenover de door mij gebruikte argumenten zelfs niet waarschijnlijk gemaakt wordt. Aan het door mij uitgesproken oordeel over dit gedeelte zijner oorspronkelijke verhandeling kunnen dus zijn nieuwe proeven niets veranderen.

Daar nu Mayer in zijn antwoord van zijn door mij gekritiseerde stelling en van zijn door mij gelaakten aanval op een der belangrijkste wetten der plantenphysiologie niet meer spreekt, vlei ik mij met de hoop, dat onze strijd hiermede geëindigd zal zijn.

Würzburg, Juni 1876.

(Maandblad van Natuurwetenschappen, Jrg. 6, 1876, p. 152).

OVER DEN INVLOED DER TEMPERATUUR OP DE ONTKIEMING VAN ZADEN.

(met C. A. J. A. Oudemans.)

De afhankelijkheid van de ontkieming van zaden van de temperatuur, is door verscheidene schrijvers onderzocht geworden [1]. De methoden, welke daarbij gevolgd werden, waren niet altijd dezelfde. Nu eens bepaalde men den tijd, dien het worteltje bij verschillende temperaturen noodig heeft om de zaadhuid door te breken: dan weer mat men de lengte, welke de kiemdeelen bij verschillende temperaturen in denzelfden tijd bereikten. Als tijdsbestek koos men bij gunstige temperaturen meest één of twee dagen, bij lagere warmtegraden dikwerf het dubbele. In al deze gevallen vormde dus slechts het begin van het ontkiemingsproces het onderwerp der studie.

De reden, waarom men zich met deze onderzoekingen bijna steeds tot de allereerste stadiën van het verschijnsel beperkte, ligt voor de hand. Het is betrekkelijk gemakkelijk om elke willekeurige temperatuur een korten tijd in voldoende mate op standvastige hoogte te houden. Over een lang tijdsverloop gaat dit echter met groote moeilijkheden gepaard, die nog aanzienlijk toenemen, indien de aard van het onderzoek eischt dat de planten, aan de proef onderworpen, zich onder den invloed van het licht zullen ontwikkelen. Wij vinden in de literatuur dan ook slechts enkele, ter loops gedane, waarnemingen over den invloed der temperatuur op het ontkiemingsproces in zijn geheelen omvang.

Gedurende den winter van 1878 op 1879 hebben wij eenige reeksen van waarnemingen gedaan, die ten doel hadden, het geheele ontkiemingsproces, onder normale omstandigheden, doch bij verschillende temperaturen, te vervolgen. Wij hebben daarbij onze aandacht voornamelijk op de drie volgende punten gevestigd: 1°. het opkomen van de zaden boven de aarde; 2°. het ontplooien van de zaadlobben of de eerste bladen; 3°. het bereiken eener bepaalde hoogte door de kiemplantjes.

Aanleiding tot deze proeven gaf de omstandigheid, dat voor het

---

1) Een samenstelling der belangrijkste resultaten vindt men in *Opera I*, p. 1. Over den invloed der temperatuur op de levensverschijnselen der planten.

onderwijs in de proefondervindelijke plantenphysiologie, den geheelen winter door, levende planten noodig waren. Om 's winters planten in de vegetatieve ontwikkelingsperiode, met krachtig ontwikkelde stengels en bladen, te hebben, moet men in den aan dien winter voorafgaanden zomer daarvoor reeds zorgen; dit was, om verschillende redenen, in den vorigen zomer niet mogelijk geweest. Bladplanten en bloemen leveren de warme kassen en oranjeriën nu wel is waar ook in den winter op, doch slechts zelden juist die soorten, welke men voor physiologische proeven noodig heeft. Men was dus bijna geheel beperkt tot het gebruik van kiemplanten, die men, mits eenige voorzorgen in acht genomen worden, gedurende den geheelen winter in ruime keuze hebben kan.

Daarbij kwam, dat het laboratorium voor plantenphysiologie nog niet in het bezit van die inrichtingen was, welke voor de cultuur van de meest verschillene kiemplanten in den winter noodig zijn. Van daar dat men, om steeds de vereischte bouwstoffen voor de proeven in voorraad te hebben, zijn toevlucht tot het kweeken der kiemplanten in de kassen nemen moest.

Daar nu de verschillende kassen in den winter op verschillende temperaturen gehouden worden, en deze warmtegraden, met het oog op den langen duur onzer proeven, als vrij standvastig konden worden aangemerkt, besloten wij, van deze gelegenheid gebruik te maken om de afhankelijkheid van het ontkiemingsproces van de temperatuur, gedurende zijn geheelen loop, te bestudeeren. De vrij gelijkmatige temperatuur van den genoemden winter en de groote zeldzaamheid van zonnige dagen gedurende den loop onzer proeven begunstigden onze onderzoeking zeer, dewijl wij daaraan een vrij standvastige warmte, ook in de kassen, te danken hadden.

Onze onderzoekingen hadden ten doel, voor een aantal der voor physiologische proeven meest gebruikelijke planten, den duur van het kiemingsproces, onder normale omstandigheden en bij verschillende temperaturen, te leeren kennen.

Voor dit doel waren de omstandigheden, waaronder wij werkten, geheel voldoende. Een grootere standvastigheid der temperaturen was daartoe niet noodig, daar bij den langen duur der proeven de invloed van kleine temperatuurs-afwijkingen toch geheel verdween tegenover den onvermijdelijken invloed der individueele verschillen. Want, hoe goed men de zaden, voor de proeven bestemd, ook moge uitzoeken, toch zijn zij volstrekt niet aan elkander gelijk, zooals uit den tijd van het opkomen en de ontwikkeling der volwassen kiemplantjes ten duidelijkste blijken kan. De invloed van deze indivi-

dueele verschillen wordt nu, gelijk gemakkelijk is in te zien, des te grooter, naarmate de proeven langer duren. Hij is bij de eene plant grooter dan bij de andere; zeer groot b.v. bij verschillende Klaversoorten, klein daarentegen bij de door ons gebruikte erwten. Eerst dan, wanneer men besloot, niet alleen door een uiterst zorgvuldig uitzoeken der zaden, maar vooral door een zeer beperkte keus der soorten, den invloed der individueele verschillen zooveel mogelijk uit te sluiten, eerst dan zou een grootere standvastigheid der temperaturen voor het verkrijgen van nauwkeurige uitkomsten vereischt worden.

Na aldus het doel en de aanleiding onzer onderzoeking beschreven te hebben, gaan wij over tot een kritische beschouwing van de kassen, in welke onze proeven genomen werden.

Onze proeven hadden plaats in den Hortus Botanicus van de Universiteit van Amsterdam, en wel in de volgende kassen: 1°. de orchideeënkas, met een temperatuur van omstreeks 15—20° C.; 2°. de warme kaapsche kas (11—15° C.); 3°. de koude kaapsche kas (8—10° C.); 4°. de druivenkas (7—8° C.) Een laatste reeks werd in een kamer gedaan, op een plaats waar de temperatuur omstreeks 9—10° C. bedroeg.

Vóór de afzonderlijke beschouwing van elk dezer kassen mogen enkele algemeene opmerkingen een plaats vinden.

Het zonlicht is in den winter zóó zwak, dat een krachtige koolzuurontleding in de bladen der meeste planten, ook bij gunstige temperaturen, niet mogelijk is. In het diffuse daglicht is de intensiteit dezer functie in den winter uiterst gering. Van daar dat een krachtig leven, ten koste van zelf gemaakt organisch voedsel, in den winter mogelijk is. Slechts ten koste van voedsel, dat in den vorigen zomer bereid en opgehoopt is, kan een snelle groei in den winter plaats vinden; waar dit ontbreekt, is slechts een uiterst langzame ontwikkeling mogelijk. Wij zien dan ook den wasdom der meeste kasplanten in den winter vrij wel stilstaan, of ten minste uiterst langzaam geschieden. Kiemplanten onderscheiden zich nu juist daardoor, dat zij ten koste van vóóraf bereid voedsel leven; zij kunnen dus, ook in den winter, een krachtige ontwikkeling doen zien. Doch met het einde van de kiemingsperiode is de voorraadschuur geledigd; van dit oogenblik af, leiden zij nog slechts een kwijnend bestaan. Ja, in de warmste onzer kassen, de orchideeënkas, was, tengevolge van de overdekking met een dubbele laag ruiten, welke daarenboven door een laagje verf nog minder doorschijnend waren gemaakt, het licht

zoo zwak, dat de meeste onzer planten er, na den afloop der kiemingsperiode, stierven, als groeiden zij in volslagen duisternis. Zij leefden hier slechts weinige dagen langer dan in het donker: een bewijs, dat de koolzuurontleding bij lange na niet voldoende was om het stofverlies door ademhaling te herstellen. Wij zagen hier b.v. kiemplanten van *Lepidium sativum, Brassica Rapa, Cannabis sativa. Medicago sativa,* 1 à 2 weken, kiemplanten van *Polygonum Fagopyrum, Cucumis Melo, Hordeum vulgare, Avena sativa* en *Helianthus annuus,* 3 à 4 weken nadat ze uitgezaaid waren, sterven. Daarbij hadden zij, al naar gelang der soort, hare zaadlobben of hare eerste bladen ontplooid, en waren deze deelen lichtgroen van kleur geworden. De stengeltjes en de bladen der beide granen waren echter evenzeer oververlengd als dit in het donker pleegt te geschieden. Gelijktijdig gezaaide contrôleplanten, in het donker bij ietwat lager temperatuur gekweekt, stierven slechts weinige dagen vroeger.

De kassen, wier temperatuur in den winter boven 10° C. gehouden wordt, hebben nu gewoonlijk dubbele ramen, en bieden reeds daardoor te weinig licht voor een normale ontwikkeling; de kiemplanten, die men hier kweekt, vergeilen bijna even sterk als in het donker. In dit opzicht, zijn de kassen met een lagere warmte dan 10° C. verreweg beter, en hier geldt de bekende regel, dat die planten des te beter groeien, naarmate zij dichter onder het glas staan, d. i. naarmate zij meer licht ontvangen. Doch, ook onder de gunstigste omstandigheden, is het licht hier in den winter onvoldoende om de jonge planten, na den afloop der kiemingsperiode, tot een krachtigen groei in staat te stellen. Daarentegen worden de kiemplanten hier kort en gedrongen van bouw; zij ontwikkelen zich langzaam, maar krachtig.

In het algemeen kan men dus zeggen, dat in de kassen het licht des te zwakker is, naar mate de temperatuur hooger is.

Beschouwen wij thans elk der kassen afzonderlijk.

De orchideeënkas is een lage, door een ronden kap bedekte kas. De kap bestaat uit een dubbele laag ruiten, die zoo weinig licht doorlaten, dat men er in den winter ternauwernood doorheen kan zien. De lucht in deze kas wordt steeds zeer vochtig gehouden. De planten staan vrij dicht onder het glas. De temperatuur stijgt van 's morgens vroeg tot omstreeks 6 à 7 uur des avonds, en daalt dan weder gedurende den nacht. De gang dezer dagelijksche periode is een zeer regelmatige. Gedurende de maanden Januari en Februari was de temperatuur 's morgens om 9 uren

steeds omstreeks 15° C. (afwisselend tusschen 14° en 17° C.); 's middags om 4 uren daarentegen omstreeks 21° C. (afwisselend tusschen 18° en 24° C.). Het minimum in den nacht was zelden onder 13° C., voor zoo lang onze waarnemingen duurden. Over de intensiteit van het licht hebben wij reeds het noodige medegedeeld.

De warme kaapsche kas is een vrij hooge kas, met beiderzijds hellend glazen dak en glazen wanden. Dak en wanden bestaan uit een dubbele laag helder glas. De temperatuur stijgt dagelijks van omstreeks 11° tot omstreeks 15.5 C. Het minimum in den nacht is zelfs dikwijls hooger, niet zelden ook iets lager dan 11° C. Wanneer de zon schijnt, kan de temperatuur hier aanmerkelijk hooger worden. De lucht wordt vochtig gehouden. Onze planten stonden dicht bij den glazen wand, ten einde zooveel mogelijk licht te hebben. Na den afloop der proeven bleven zij nog geruimen tijd hier staan, waarbij zij zich tot kommerlijke plantjes met vergeilde stengels en weinige kleine blaadjes ontwikkelden, als bewijs dat ook hier het licht, hoewel gunstiger dan in de eerstgenoemde kas, toch voor een normale ontwikkeling verre van voldoende was.

De koude kaapsche kas heeft denzelfden vorm en dezelfde grootte als de warme kaapsche kas, doch wand en dak bestaan slechts uit een enkele glaslaag. De temperatuur wordt in het midden op omstreeks 8 à 10° C. gehouden; in de nabijheid van den glazen wand is zij weinig standvastig, vooral zoo lang de zon er op schijnt. Het licht is zeer voldoende, en de lucht niet bizonder vochtig. Kiemplanten groeien slechts langzaam en blijven na den afloop der kiemingsperiode langen tijd in bijna denzelfden toestand.

In de druivenkas staan de planten dicht onder de, slechts weinig hellende ramen, die de bedekking dezer kas vormen. Licht van ter zijde is hier niet, en is ook niet noodig. De ramen zijn naar het zuiden gekeerd, zoodat op zonnige dagen een duidelijk merkbare koolzuurontleding plaats vindt. De stekken van *Geraniums* en *Fuchsia's*, die hier gekweekt worden, vormen den geheelen winter door nieuw organisch voedsel, en groeien ten koste daarvan. Zij vertoonen slechts geringe oververlenging der stengels en bladstelen.

De temperatuur wisselt hier tusschen 5 en 10° C. en bedraagt gewoonlijk 7 à 8° C.; slechts als de zon schijnt, stijgt zij hooger.

Omtrent de methode onzer proeven wenschen wij thans datgene mede te deelen, wat in alle reeksen hetzelfde was. En wel in

de eerste plaats wat betreft het zaaien der zaden. Dit geschiedde steeds in potten, welke met gewone tuinaarde gevuld waren. De kleinere zaden kwamen in kleine potten, wier bovenste diameter 10 Cm. bedroeg, de grootere zaden in potten van 15 Cm. Alle werden steeds met een laagje aarde van slechts één Cm. dikte bedekt. Alle potten eener zelfde reeks van proeven werden gelijktijdig en in een zelfde locaal gezaaid; eerst na afloop hiervan werden zij op de voor hen bestaande plaatsen gebracht. Elke pot ontving een bepaald aantal uitgezochte zaden; dit aantal was voor een zelfde soort steeds hetzelfde. Gelijk men weet, komt van de 100 zaden, bij verschillende soorten, een zeer afwisselende hoeveelheid op; welke deze verhouding in onze proeven was, blijkt uit de volgende tabel. In de eerste kolom geven wij voor alle door ons gebruikte soorten het aantal zaden, dat in elken pot gezaaid werd; in de tweede, het gemiddeld aantal opgekomen zaden, afgeleid uit de waarneming van telkens vijf potten, en in de derde kolom het aantal opgekomen zaden, in percenten berekend en in ronde getallen uitgedrukt. Bij *Mirabilis*, *Zea*, *Phaseolus nanus* en *Ph. multiflorus* konden slechts drie potten dienen om het gemiddelde te bepalen; voor *Cucumis* bezitten wij slechts één enkele waarneming. De eerste elf soorten zijn in kleine, de laatste vijf in groote potten gezaaid.

	Gezaaid.	Opgekomen.	%
Lepidium sativum	50	34.6	69
Brassica Rapa oleifera	50	31.8	64
Cannabis sativa	50	9.2	18
Medicago sativa	10	6.2	62
Hordeum vulgare	25	12.2	40
Avena sativa	25	17.0	68
Beta vulgaris	20	20.4	102 1)
Polygonum Fagopyrum	50	8.8	18
Cucumis Melo	25	16	64
Mirabilis Jalapa	20	4.3	21
Helianthus annuus	12	10.2	85
Vicia Faba	5	3.4	68
Pisum sativum	15	14.0	93
Zea Mais	10	6.3	63
Phaseolus multiflorus	10	9.0	90
Phaseolus vulgaris	10	10.3	86.

1) Daar er 20 kluwens gezaaid werden, en elk kluwen meer dan één zaad bevat.

Onder deze soorten zijn er eenige, wier zaden onder 9—10° C. niet kiemen, en die dus van zelf bij de culturen in de koude kassen en in de kamer werden buitengesloten. Zij zijn: *Cucumis Melo, Mirabilis Jalapa, Zea Mais, Phaseolus vulgaris* en *Ph. multiflorus*. Het minimum ligt voor *Zea Mais* en *Phaseolus multiflorus* omstreeks 9.5° C., voor *Cucumis Melo* omstreeks 13—17° C. Het ware nutteloos, deze soorten in de culturen bij lagere temperaturen op te nemen, dewijl zij daarbij meestal toch niet opkomen, ook al duurt de proef weken lang, tenzij dat enkele warmere dagen ze tot ontkieming mochten brengen; in dit laatste geval zou de waarneming toch van geen waarde zijn.

De aflezing der temperaturen geschiedde steeds aan thermometers, die in de aarde van een der potten eener groep gestoken waren. Daardoor meenden wij op de meest nauwkeurige wijze de temperatuur der kiemende zaden zelven te kunnen bepalen. Daar de potten steeds dicht bij elkander en in een omgeving van gelijkmatige warmte stonden, kan de overeenkomst in temperatuur tusschen de kiemplanten en den thermometer als geheel voldoende beschouwd worden. De thermometers waren in graden Celsius verdeeld.

Thans kunnen wij overgaan tot de beschrijving van de afzonderlijke proeven en hare resultaten.

Een eerste reeks van proeven had ten doel te bepalen, hoeveel tijd verschillende zaden bij verschillende temperaturen noodig hebben om op te komen, d. i. in onze proeven, om een bedekkende aardlaag van één Cm. dikte door te breken. Daar bij dit proces het licht niet medewerkt, was het ons mogelijk, vijf gelijke groepen van potten op vijf plaatsen met eene verschillende temperatuur waar te nemen. Deze plaatsen waren 1° in de druivenkas, bij 7—8° C., 2° in de kamer, bij 9—10.5° C., 3° in de warme kaapsche kas, bij 11—15,5° C., 4° in dezelfde kas, op een donkere, warmere plaats, bij 14.4—16.5° C., 5° in de orchideeënkas bij 15—21° C. De elf eerste soorten onzer tabel op pag. 256 werden den 17den Januari 1878, de vijf laatste soorten den volgenden dag gezaaid en op de voor haar bestemde plaatsen gebracht. De temperaturen werden dagelijks te 9 en te 4 uren, afgewisseld door een van ons beiden, waargenomen; daarbij werd elken morgen voor elken pot het aantal opgekomen zaden aangeteekend, totdat hierin geene verandering meer te wachten was. Daaruit kon dan later bepaald worden, op welken dag de eerste, en op welken de laatste zaden van een pot waren opgekomen. Deze beide data,

geteld van den dag waarop de proef begon, vindt men in de volgende tabel opgegeven. Hoe dichter beide bij elkander liggen, des te gelijkmatiger zijn de zaden opgekomen, hoe meer zij uitéénwijken, des te grootere individueele verschillen vertoonden zich bij het opkomen.

Uit de waargenomen temperaturen werd, na den afloop der proeven, het gemiddelde berekend, en wel zóó, dat voor elke kas eenerzijds het gemiddelde der te 9 uren gedane waarnemingen, anderzijds dat der te 4 uren afgelezen temperaturen bepaald werd. De beide zoo verkregen cijfers geven dus te zamen den gemiddelden dagelijkschen gang der temperatuur aan. Wij achtten het ondoelmatig, uit deze beide nog eens het gemiddelde af te leiden, doch geven liever telkens deze beide waarden aan. Men vindt ze aan het hoofd der kolommen in de volgende tabel. Ten einde ook de uiterste, tijdens onze waarnemingen voorgekomen, afwijkingen te doen kennen, geven wij de minima en de maxima voor alle te 9 uren en te 4 uren gedane waarnemingen, en voegen er de opmerking aan toe, dat deze uiterste afwijkingen eenerzijds door zonnige dagen, anderzijds door vriezend weder veroorzaakt zijn, en dat gewoonlijk de wisselingen zich binnen veel enger grenzen bewogen. De uitersten zijn: I. druivenkas, 9 uren: 5.0° en 9.5°: 4 uren 5.0° en 12°, II. kamer, 1) 9 uren: 8° en 10.5°; 4 uren 9.5° en 12°; III. warme kas *a*, 9 uren 8° en 14°; 4 uren 12° en 20°; IV. warme kas *b*, 9 uren 12° en 16.5°; 4 uren 13.5° en 20°; V. orchideeënkas, 9 uren 14.0° en 17.0°; 4 uren 18° en 23° C.

De cijfers in de volgende tabel geven aan, hoe vele dagen de jonge kiemplanten noodig hadden, om de bedekkende aardlaag door te breken en aan het licht te komen.

De tabel toont, gelijk te verwachten was, zeer duidelijk, hoe bij de door ons gebruikte temperaturen de zaden des te sneller opkwamen, naarmate de temperatuur hooger was.

Een tweede reeks van proeven had ten doel, het geheele ontkiemingsproces bij verschillende temperaturen na te gaan. Het zaaien der zaden en de aflezing en berekening der temperaturen

1) Ten gevolge van een verzuim, werden de thermometrische waarnemingen hier slechts van 30 Jan. tot 3 Feb. gedaan, hoewel de proef reeds den 17den Jan. begonnen was. Wegens de zeer gelijkmatige warmte in het vertrek, ook gedurende de eerste dagen van de proef, meenen wij de temperatuur der potten in die dagen gelijk aan de waargenomene temperaturen te mogen stellen.

SOORTEN.	I. 6,9°—8,3°	II. 9,0°—10,6°	III. 11,1°—15,5°	IV. 14,4°—16,7°	V. 15,0°—21,1°
Lepidium sativum . .	6—10	6—12	4—6	3—5	3—5
Brassica Rapa oleifera	6—19	4—12	5—7	3—5	3—4
Cannabis sativa . .	8—11	9—14	5—7	5	3—4
Medicago sativa . .	9—19	8	4	3—4	3
Hordeum vulgare . .	10—15	9—20	5—9	4—5	3—5
Avena sativa . . .	12—19	10—20	6—10	5—7	4—5
Beta vulgaris . . .	19—25	17—25	9—13	7—9	5—7
Pisum sativum . . .	14—20	14—21	7—10	6—7	4—7
Polygonum Fagopyrum	17—25	20—22	9—16	7—10	6—10
Helianthus annuus .	23—24	14—20	11—14	8—9	7—8
Vicia Faba	20—25	19	8—19	7—10	7—9
Mirabilis Jalapa . .			16—32	10—19	7—8
Zea Mais			14—18	8—11	6
Phaseolus vulgaris .			13—17	8—13	6—9
Phaseolus multiflorus.			13—16	8—10	7—8
Cucumis Melo . . .				13—19	6—8

geschiedde geheel op dezelfde wijze als boven beschreven is. De potten werden in drie verschillende kassen geplaatst, en wel 1° in de koude kaapsche kas (bij 8—11° C.), 2° in de warme kaapsche kas (bij 14—18° C.), 3° in de orchideeënkas (bij 17—23° C.). Elken dag werd door een van ons voor elken pot opgeteekend, hoevele zaden opgekomen waren, hoevele kiemplantjes hare zaadlobben of eerste bladen ontplooid hadden, en welke de gemiddelde hoogte der plantjes boven de aarde in den pot was. Uit de zoo gewonnen getallen werd later afgeleid 1° hoe vele dagen na het zaaien de eerste en laatste exemplaren waren opgekomen; 2° hoe vele dagen na het zaaien de eerste en laatste exemplaren hunne zaadlobben of hun eerste blad ontplooiden, en 3° na hoevele dagen de kiemplantjes hadden opgehouden haar kiemstengeltje te verlengen, m. a. w. als volwassen kiemplantjes konden beschouwd worden en de korte periode van rust ingetreden waren, die aan den aanvang van het vegetatieve leven pleegt vooraf te gaan. Het spreekt van zelf dat de opgaven in deze derde rubriek uit den aard der zaak eenigszins weifelend zijn; toch meenden wij deze uitkomsten onzer waarnemingen niet achterwege te moeten laten.

De voor deze proef bestemde zaden werden den 5den Februari 1878 gezaaid en terstond op de voor hen bestemde plaatsen ge-

bracht. Wij kozen de plaatsen in de kassen zóó uit, dat de plantjes zooveel mogelijk licht genoten. De tabel op blz. 261 bevat de uitkomsten; de beteekenis der cijfers zal, na het zooeven medegedeelde, geen toelichting meer behoeven.

In een derde reeks van proeven trachtten wij de vraag te beantwoorden, hoe het geheele ontkiemingsproces verloopt, zoo men de zaden, tot op het oogenblik waarop de kiemplantjes boven den grond komen, in een warme ruimte laat groeien, om ze daarna op een koudere plaats zich te laten ontwikkelen. Deze methode van kweeken biedt het voordeel, dat de duur der ontkieming aanmerkelijk bekort wordt, terwijl toch de kiemplantjes, zoodra zij het licht noodig hebben, dit in zoo groote mate kunnen genieten als in den winter slechts mogelijk is.

Voor dit doel werden den 5den Februari, gelijktijdig met de vorige proef, een aantal soorten gezaaid, en de potten op dezelfde plaatsen neergezet. Die potten, welke in de warme kaapsche kas en in de orchideeënkas stonden, werden elk afzonderlijk, zoodra het eerste kiemplantje boven den grond zichtbaar werd, naar de koude kaapsche kas overgebracht, en naast die andere potten geplaatst, welke hier den 5den Februari waren neêrgezet en tot aan het einde der proef bleven.

Als van alle potten eener zelfde soort de kiemplantjes volwassen waren, was er ternauwernood eenige invloed van het kiemen bij grooter warmte meer waar te nemen. In de aanvankelijk verwarmde potten waren de planten even krachtig en gedrongen van bouw als in die, welke van den aanvang af bij geringer warmte gestaan hadden. Uit onze proeven blijkt dus, dat men door het te kiemen leggen bij hooger temperatuur den duur van het ontkiemingsproces verkorten kan, zonder gevaar, daardoor aan de normale ontwikkeling der kiemplanten ook slechts in het minste te schaden. Alleen moet men zorg dragen, de potten, zoodra de eerste exemplaren opkomen, op de koudere en beter verlichte plaats te brengen.

In welke mate door dezen maatregel de ontkiemingsperiode verkort wordt, moge uit de volgende tabel blijken.

In deze tabel geven de beide eerste kolommen aan, hoe vele dagen na het uitzaaien de eerste kiemplanten opkwamen; de beide laatste kolommen, na hoe vele dagen de eerste en laatste kiemplanten hare zaadlobben of eerste bladen ontplooiden. De eerste en derde kolom hebben betrekking op de potten, welke bij hooger temperatuur te kiemen gezet en daarna overgebracht

SOORTEN.	OPKOMEN.			ONTPLOOIEN.			VOLWASSEN TOESTAND.		
	I. 8,5°—10,8°	II. 13,8°—17,7°	III. 16,9°—23,0°	I. 8,5°—10,8°	II. 13,8°—17,7°	III. 16,9°—23,0°	I. 8,5°—10,8°	II. 13,8°—17,7°	III. 16,9°—23,0°
Lepidium sativum . .	8—10	4—5	2—5	10—11	5—6	4—5	12—13	9—11	7—8
Brassica Rapa oleifera .	10—13	5—6		13—14	8—10		14—15	11—12	
Cannabis sativa . . .	9—10	6		12—14	6—8		18—19	11—12	
Medicago sativa . . .	9—14	4—6		12—18	7—10		14—15	10—11	
Beta vulgaris	16—20	8—11		17—21	9—12		20—21	12—13	
Avena sativa [1] . . .	10—12	6—10	4—6	16	12—13	7—8			
Hordeum sativum [1] .	10—13	6—8	4—5	16	12—13	7—8			

[1]) Onder „ontplooien" verstaan wij bij deze beide soorten het ontrollen van het eerste groene blad.

werden; de tweede en vierde op die, welke onafgebroken in de koude kas bleven staan, en dus als het ware als contrôle dienden. Daar de eerstgenoemde potten steeds op dien dag overgebracht werden, waarop de eerste kiemplant er in opkwam, geeft de eerste kolom tevens aan, na hoe vele dagen deze potten naar de koude kas overgebracht werden. Het cijfer I achter de soorten geeft aan, dat de over te brengen potten in de orchideeënkas bij 16.9°—23.0°, het cijfer II, dat deze potten in de warme kaapsche kas bij 13.8°—17.7° stonden. De temperatuur in de koude kas was gedurende deze proef 8.5°—10.8°.

SOORTEN.	OPKOMEN.		ONTPLOOIEN.	
	Overgebr.	Contrôle.	Overgebr.	Contrôle.
Lepidium sativum I	3	8	5—6	10—11
„ „ *II*	4	„	5—7	„
Brassica Rapa oleifera II. . .	4	10	8—11	13—14
Medicago sativa II	4	9	6—11	12—18
Beta vulgaris II	8	16	10—14	17—21
Avena sativa I	4	12	12—13	16
„ „ *II*	6	„	12—13	„
Hordeum sativum I	4	10	12—13	16
„ „ *II*	6	„	13	„

De vierde reeks onzer proeven was in alle opzichten gelijk aan de voorgaande; zij verschilde slechts in de keus der planten. Terwijl in de derde reeks soorten onderzocht worden, die bij omstreeks 10° C. haar geheelen kiemtijd zeer goed en in betrekkelijk korten tijd kunnen doorloopen, dienden voor de vierde reeks soorten, die voor een normale ontkieming een grootere warmte noodig hebben. De bedoelde soorten waren *Pisum sativum*, *Helianthus annuus*, *Vicia Faba*, *Phaseolus vulgaris* en *Ph. multiflorus*. In de koude kas, bij 8.5—10.8° C., hadden de eerste drie soorten na ruim drie weken hare zaadlobben of eerste bladen nog niet ontplooid; de beide soorten van *Phaseolus* waren na drie weken nog niet opgekomen. Hoeveel tijd de bij hooger temperatuur te kiemen gelegde zaden voor het ontplooien der zaadlobben of eerste bladen noodig hadden, moge uit de volgende tabel blijken. De beteekenis der cijfers in deze tabel is geheel dezelfde als in de vorige; de beide eerste kolom-

men van deze komen, gelijk men lichtelijk inziet, met de eerste en derde kolom van gene overeen.

Bij *Pisum, Vicia, Phas. vulgaris* en *Ph. multiflorus,* is het ontplooien der eerste bladen, bij *Helianthus* het uitspreiden der cotylen als basis der waarnemingen voor de tweede kolom aangemerkt.

SOORTEN.	Overgebr.	Contrôle.
Pisum sativum I	4	16
„ „ *II*	7	16
Helianthus annuus I	5	8—12
„ „ *II*	6	10—13
Vicia Faba I	7	16—20
Phaseolus vulgaris I	6	10—11
Phaseolus multiflorus I	6	20

Het is bij physiologische proeven met kiemplanten in den winter steeds van belang te weten, hoe lang te voren men zijne zaden uit moet zaaien om, op een bepaalden tijd, planten in een bepaald stadium van ontwikkeling te hebben. Dikwerf komt het ook voor, dat de tijd, welke voor de ontkieming kan gebruikt worden, gegeven is; in dit geval moet men de keuze der temperatuur zoo inrichten, dat de planten op den bepaalden dag zich in den gewenschten ontwikkelingstoestand bevinden. Wij vertrouwen dat onze tabellen, in zulke gevallen, voor de meest gebruikelijke soorten bij physiologische lessen de gewenschte uitkomst zullen geven.

(*Nederlandsch Kruidkundig Archief, 1880, II Serie III, p. 309*).

UEBER DIE BEDEUTUNG DER KALKABLAGERUNGEN IN DEN PFLANZEN.

In meinen „Beiträgen zur speziellen Physiologie landwirthschaftlicher Kulturpflanzen" hatte ich öfters die Gelegenheit, das Vorkommen und die anatomische Vertheilung des kleesauren Kalkes in den Geweben der behandelten Pflanzen zu beschreiben, konnte aber auf eine ausführliche und kritische Betrachtung der herrschenden Ansichten über die Bedeutung dieser krystallinischen Ablagerungen, wegen der speziellen Richtung jener Beiträge, nicht eingehen 1). Ich habe dieses also für einen besonderen Aufsatz aufgehoben, und freue mich jetzt einige inzwischen erschienene Werke, welche dieses Thema berühren, benutzen, und dadurch meine damalige Ansicht weiter ausbilden zu können. Insbesondere hebe ich de Bary's „Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, Leipzig 1877" hervor, welche mir bei der Behandlung des anatomischen Theiles vom grössten Nutzen war.

Ueber die Bedeutung der Kalkablagerungen in den Pflanzen sind von verschiedenen Forschern sehr auseinandergehende Ansichten ausgesprochen, welche sich aber alle ganz einseitig auf den kleesauren Kalk beziehen, und die übrigen Ablagerungen des Kalkes ausser Acht lassen. Nun ist es ohne Zweifel richtig, dass der kleesaure Kalk weitaus die allgemeinste und am besten bekannte Form dieser Absetzungen bildet, aber die Zahl der Pflanzen, welche kohlensauren Kalk in ihren Geweben anhäufen, ist keineswegs eine so geringe, dass man sie vernachlässigen darf. Und endlich ist zu berücksichtigen, dass viele Gewächse den Kalk in einer Form ablagern, in der er der direkten anatomischen Untersuchung nicht zugänglich ist, und erst bei der Einäscherung mikroskopischer Schnitte, als ein Skelett der Zellwandungen aufgefunden wird. Und dass die Kalkablagerungen in diesem Falle oft keineswegs unbeträchtlich sind, darf schon aus dem Umstande geschlossen werden, dass Pflanzen, welche weder kohlensauren noch oxalsauren Kalk in fester Form absetzen, dennoch häufig einen sehr hohen Prozentgehalt an Kalk in ihrer Asche aufweisen. So ent-

1) *Opera III.*

hält z. B. *Aspidium Filix mas* im Wurzelstock 43,27 pCt., in den Wedeln 13,50 pCt. und *Aspidium Filix femina* 21,40 pCt. CaO in der Asche 1), während die Farne im Allgemeinen weder kohlensauren noch oxalsauren Kalk ablagern. Und wenn auch unsere Kenntnisse weder über die Art und Weise, wie das Calcium in solchen Fällen in den Zellhäuten gebunden ist, noch über die Verbreitung dieses Vorkommnisses über das Pflanzenreich derart sind, dass sie als Basis eingehender Betrachtungen benützt werden dürfen, so berechtigt uns dieses doch keineswegs diese Ablagerungen vollständig ausser Acht zu lassen. Ich glaube sogar, dass die einseitige Beachtung des kleesauren Kalkes die Quelle mancher unrichtigen Hypothese gewesen ist, komme aber im historischen Theile hierauf zurück.

Das Calcium gehört zu denjenigen Elementen, ohne welche die Entwickelung und das Wachsthum der höheren Pflanze nicht stattfinden kann 2). Fehlt in einer Wasserkultur mit sonst vollständiger Nährstofflösung das Calcium, so entwickelt sich aus dem Samen die Keimpflanze zwar vollständig, aber mit dem Erreichen des Endes der Keimperiode hört auch das Wachsthum auf, und die Pflanze bleibt, unter sonst günstigen Umständen, Monate lang nahezu auf demselben Stadium der Entwicklung stehen 3). Das Calcium verhält sich in dieser Beziehung genau so, wie das Kalium und das Magnesium, und wie der Schwefel, der Phosphor und der Stickstoff. Sobald eins dieser Elemente in einer Wasserkultur fehlt, steht des Wachsthum am Ende der Keimungsperiode still. —

Ueber die Ursache dieser Nothwendigkeit des Calciums finde ich in der Literatur die Vorstellung verbreitet, dass dieses Element in naher Beziehung zur Bildung der Zellhäute stehe. Für diese Meinung wird ausser den oben erwähnten Ergebnissen der Wasserkultur-Versuche noch der Umstand angeführt, dass „mit dem vermehrten Uebergange der löslichen Kohlehydrate in Zellstoff oder in Holzsubstanz sich immer grössere Mengen von Kalk in den Pflanzen ansammeln" und daraus gefolgert, dass dem Kalke auch die Funktion zukomme „dem Gerüste der Pflanze, vorzüglich

1) Wolff, Aschenanalysen, S. 136.

2) Nach den neuesten Untersuchungen Nägeli's scheinen manche niederen Pilze das Calcium entbehren zu können; vergl. Nägeli, Ernährungsmechanismus der niederen Pilze. Sitzungsber. d. Kgl. bayer. Akad. d. Wiss. München, Juli 1879. S. 395 ff.

3) Sachs, Handbuch d. Experimental-Physiologie, S. 114 ff.

dem Stengel etc. der Dikotyledonen, die gehörige Stärke und Festigkeit zu geben" [1]. Sachs äusserst sich über die Rolle des Kalkes folgendermassen: [2] „Ganz abgesehen von der Beziehung zum Stoffumsatz können Kali, Kalk, Magnesia, verbunden mit mineralischen oder vegetabilischen Säuren, vielleicht auch unmittelbar, als Bildungsmaterial für den molekularen Bau der organischen Zellenbestandtheile benutzt werden; jede Zellhaut, so jung oder so alt sie sein mag, hinterlässt ein Aschenskelett, welches oft vorzugsweise aus kohlensaurem Kalk besteht, und diese Aschenbestandtheile sind so fest an den Zellstoff gebunden, dass es unmöglich ist, diesen ohne Zerstörung seiner Organisation davon zu befreien. Man kommt daher auf die Vermuthung, dass bei dem Vorgange des Wachsthums durch Intussusception, nicht nur die Moleküle des Zellstoffs und Wassers, oder des Protoplasmas und des Wassers sich nach ganz bestimmten räumlichen Verhältnissen zusammenlagern, sondern dass auch eine bestimmte Anzahl von Salzmolekülen, deren Basis Kali, Kalk, Magnesia ist, in bestimmten Lagerungsverhältnissen mit eintritt in den so komplizirten molekularen Bau."

Ob dem Kalke eine Bedeutung für die Festigkeit des Zellhautgerüstes zukommt, lässt sich mit Recht bezweifeln [3], seitdem die gleiche Behauptung über die Bedeutung der Kieselsäure bei den Monokotylen durch die Versuche von Sachs [4] widerlegt worden ist. Wir werden später Thatsachen kennen lernen, welche eine grosse Uebereinstimmung zwischen den Ablagerungen des Kalkes und der Kieselsäure beurkunden, und welche dafür sprechen, dass dem Calcium eine bestimmte physiologische Funktion in den Zellhäuten ebenso wenig zukommt, wie der Kieselsäure, dass es hier vielmehr, wie diese, als ein unthätiger Auswurfstoff zu betrachten ist. Vielmehr Wahrscheinlichkeit gewinnt die von Sachs ausgesprochene Vorstellung, wenn man sie auf das Protoplasma beschränkt, und annimmt, dass das Calcium in den komplizirten Bau der Protoplasmamoleküle eintrete. Dafür spricht namentlich der Umstand, dass die Calciumfreien Wasserkulturen sich genau ebenso verhalten, wie die stickstoffreien, indem beide am Ende

---

1) Oekonomische Fortschritte von Zöller, 1867, Nr. 39. 40, S. 309, citirt von Holzner Flora, 1867, S. 509. Derselben Meinung ist auch von Seilern, Die Pflanzenernährungslehre, 1865, S. 87.

2) Sachs, Experimental-Physiologie, S. 142.

3) So auch Holzner, Flora, 1867, S. 511.

4) Sachs, Experimental-Physiologie, S. 151.

der Keimungsperiode aufhören zu wachsen, aber fortfahren zu leben, zu athmen und Kohlensäure zu zerlegen. Es muss hervorgehoben werden, dass auch die übrigen, oben namhaft gemachten Elemente sich in dieser Beziehung verhalten wie der Stickstoff.

Aus diesen Betrachtungen geht aufs deutlichste hervor, dass es sich bei den Kalkablagerungen nie um den ganzen Kalkgehalt einer Pflanze handeln kann, da stets ein, wenn auch vielleicht verhältnissmässig kleiner Theil für das Wachsthum nothwendig ist und also entweder in den Zellsäften gelöst ist oder sich in anderer Weise an dem Stoffwechsel betheiligt. Wirklich finden wir denn auch nicht alles Calcium in einer Pflanze in fester Form abgelagert, sondern es befindet sich gewöhnlich ein grösserer oder geringerer Theil in gelöstem Zustande 1) und wir dürfen annehmen, dass dieser sich beim Stoffwechsel betheiligen kann, während der in fester Form abgelagerte den Lebensprozessen der Zellen entzogen ist. Für unsere Zwecke kann es dabei einstweilen gleichgültig sein, wie man sich die Ursache der Nothwendigkeit des Calciums, d. h. also seine physiologische Rolle, vorzustellen hat, da wir es hier wesentlich nur mit den als Auswurfstoff abgelagerten Theilen des Kalkgehaltes zu thun haben.

Es wäre sehr wichtig, wenn über die verschiedenen Arten des Vorkommens des Kalkes in Pflanzen ausführlichere Untersuchungen angestellt würden, und zumal bei Aschenanalysen Rücksicht darauf genommen würde, inwiefern der in der Gesammtasche gefundene Kalk in den lebenden Pflanzen in gelöster Form oder an Oxalsäure oder Kohlensäure gebunden, oder sonst im festen Zustande abgelagert ist. Denn die Vergleichung des Kalkgehaltes der Asche mit dem Gehalt an anderen Bestandtheilen würde offenbar einen viel grösseren physiologischen Werth bekommen, wenn man den unthätig abgelagerten Kalk abtrennen und nur denjenigen Theil in die Vergleichung ziehen könnte, welcher dem Stoffwechsel in ähnlicher Weise unterliegt, wie z. B. das Kali und die Phosphorsäure. Um nur ein Beispiel zu nennen, führe ich die allmählige Anhäufung des Kalkes in der Asche der Blätter, mit deren zunehmendem Alter an, von welcher man noch gar nicht weiss, ob sie einfach auf Rechnung des unthätig abgelagerten Kalkes zu schieben ist, oder ob wirklich, wie man wohl ziemlich allgemein annimmt, dem Kalk in den älteren Pflanzentheilen eine

---

1) van der Ploeg, De oxalzure kalk in de planten, 1879, S. 59.

wichtigere Rolle zukommt als in den jüngeren [1]). Die angeführten Resultate der Wasserkulturen sprechen doch dafür, dass der Kalk grade bei der ersten Entwickelung der Organe schon nicht fehlen darf. Es ist bekannt, dass die Asche der Rinde unserer Bäume eine ganz andere Zusammensetzung hat, als die des Holzes. Doch wird bei der Rosskastanie (*Aesculus Hippocastanum*) „die Zusammensetzung der Asche der Rinde mit derjenigen der Holzasche völlig übereinstimmend, wenn man von den in Wasser unlöslichen Theilen der ersteren 80 pCt. kohlensauren Kalk in Abzug bringt, und die übrigen Mengen wiederum auf 100 berechnet" [2]). Es liegt hier die Vermuthung nahe, dass der Gehalt an kleesaurem Kalk in der Rinde die Ursache dieses Uebergewichtes des Kalkes in der Asche sei. Noch in anderer Richtung wäre eine Trennung der oben genannten Theile des Kalkes bei den Analysen wünschenswerth, nämlich um über die Ablagerung des Kalkes in anderer Form, als an Kohlensäure oder Kleesäure gebunden, Aufschluss zu erhalten. Jedermann weiss, dass abfallende Blätter noch einen grossen Theil ihres Kalkes zurückbehalten, während sie die übrigen Aschenbestandtheile vor dem Abfallen fast vollständig verloren haben. Aber ob dieser Kalk ganz an Oxalsäure gebunden ist, oder vielleicht zu einem grossen Theile in anderer Form abgesetzt, ist, so viel mir bekannt, bis jetzt noch nicht untersucht worden.

Aus den erörterten Gründen werde ich mich in diesem Aufsatze hauptsächlich auf den kleesauren und den kohlensauren Kalk beschränken müssen, ohne aber den sonst abgelagerten Kalk vollständig aus dem Auge zu verlieren. Und gegenüber dem gelösten und sich am Stoffwechsel betheiligenden, und vielleicht auch dem für den Bau der Zellen direkt verwendeten Kalk, wird dieser abgelagerte Theil, wenn auch quantitativ weitaus überwiegend, in physiologischer Hinsicht doch nur von untergeordneter Bedeutung sein.

Abtheilung I.

Kritik der bisherigen Ansichten über die Bedeutung des oxalsauren Kalkes.

§ 1. *Aeltere Ansichten.*

In seiner Physiologischen Chemie stellte Mulder bekanntlich die

1) Vergl. hierüber van der Ploeg, a. a. O. S. 49—59.
2) Schulze, Chemie für Landwirthe, II. Bd. I. Abth. S. 111.

Ansicht auf, dass die Kleesäure direkt bei der Kohlensäure-Zerlegung entstehe. Nur dann, wenn eine Basis im Kalk vorhanden ist, bleibt diese Kleesäure unverändert; wenn jene Basis fehlt, so fahre sie fort, Sauerstoff zu verlieren, und könne dadurch in andere Säuren und schliesslich in indifferente Bestandtheile des Pflanzenkörpers übergehen. Diese Meinung wurde dann von Liebig in seiner „Chemie, Agrikultur und Physiologie" (I, S. 51) weiter ausgearbeitet, und fand unter den Chemikern viele Anhänger. Dagegen wurde sie von den Botanikern nicht angenommen, unter denen Schleiden eine genau entgegengesetzte Ansicht über die Entstehung der Oxalsäure aufstellte. In seinen Grundzügen der wissenschaftlichen Botanik (I, S. 175) sagt dieser Forscher:

„Es ist wahrscheinlich, dass die Pflanzen in ihren regelmässigen Vegetations-prozessen eine bestimmte Quantität Pflanzensäuren bilden, die fernerhin störend auf ihre Vegetation einwirken würden, wenn sie dieselben nicht durch Basen, so weit wie nöthig ist, neutralisiren können." Schleiden's Meinung erfreute sich längere Zeit des allgemeinen Beifalles unter seinen Fachgenossen, und vor Anderen war es Mohl 1), welcher die Ansichten der Chemiker kräftig widerlegte und Schleiden's Meinung Eingang verschaffte.

Es ist hier nicht der Ort, auf eine Kritik der Mulder'schen Ansicht einzugehen, da diese durch eine bessere Würdigung der Saussure'schen Versuche und dadurch spätere Forschungen längst vollständig widerlegt worden ist. Nur einige Thatsachen will ich anführen, welche sich speziell auf die Ablagerung des oxalsauren Kalkes beziehen, und welche zeigen, dass diese vom Lichte, und also auch von der Kohlensäurezerlegung vollständig unabhängig ist. Oxalsaurer Kalk findet sich häufig in etiolirten Pflanzen und Pflanzentheilen, und zwar eher in grösseren als in geringeren Mengen, als in den gleichnamigen, am Licht erwachsenen Organen 2), auch fehlt er vielen Wurzeln 3) nicht, und ist unter den Pilzen 4) sogar ziemlich verbreitet. Endlich kommt er bei vielen Pflanzen in den jungen Blättern schon vor, wenn diese noch völlig in der Knospe eingeschlossen sind, noch keine Spur des

---

1) Mohl, die vegetabilische Zelle, S. 249.

2) z. B. Klee, *Opera III*, S. 124; und Rübe, *Opera III*, S. 434.

3) z. B. *Iris* (Hilgers in Pringsh. Jahrb. VI, S. 293) und *Rheum* (Hofmeister, Pflanzenzelle, S. 393).

4) de Bary, Die Pilze, Flechten und Myxomyceten, S. 13.

grünen Farbstoffes gebildet haben, und auch wohl noch nicht vom Licht getroffen werden 1). In allen diesen Fällen entsteht er also ohne Mitwirkung des Lichtes.

Dagegen bedarf Schleiden's Ansicht einer näheren Besprechung. Sie leidet in erster Linie an dem Mangel, dass sie nur den kleesauren Kalk und nicht auch die übrigen Kalkablagerungen berücksichtigt. Achtet man darauf, dass die Kleesäure nie anders als in der genannten Form in den Pflanzen abgelagert wird, während der Kalk, je nach den Arten, in verschiedener Weise abgeschieden wird, so muss man wohl zugeben, dass der oxalsaure Kalk nur ein besonderer Fall von Kalkablagerung und dass die Oxalsäure in ihr also nur Nebensache ist. Ferner ist es bekannt, dass der Kalkgehalt der Pflanzen in erheblichem Maasse vom Kalkgehalt des Bodens, auf welchem sie wachsen, beeinflusst wird, ohne dass man bei den kalkarmen Pflanzen je eine besondere Anhäufung von freien Säuren, oder eine Beeinträchtigung des Wachsthumes durch solche beobachtet hätte. Dieses gilt auch von denjenigen Arten, welche auf kalkhaltigem Boden bedeutende Mengen oxalsauren Kalkes absetzen, wie z. B. von den Kleearten, und es darf also angenommen werden, dass auch die Menge des gebildeten oxalsauren Kalkes vom Kalkgehalt des Bodens abhängig ist 2). Diese Thatsachen scheinen mir viel mehr dafür zu sprechen, dass die Oxalsäure gebildet wird, um den überschüssig aufgenommenen Kalk unschädlich zu machen, als dass der Kalk aufgenommen würde, um die Oxalsäure zu binden. Auch ist die Meinung, dass die Oxalsäure als Nebenprodukt beim Stoffwechsel entstünde, und durch Anhäufung für das Leben der Zellen gefährlich werden könnte, eine sehr willkürliche. Denn manche Pflanzen sind sehr reich an Oxalsäure oder doch an deren saurem Kalisalz, ohne davon den geringsten Schaden zu empfinden (*Oxalis*, *Begonia*, *Geranium*, u. A.), vielmehr spricht Alles dafür, dass die Säure in ihrem Gewebe eine wichtige physiologische Rolle zu spielen habe.

In den beiden folgenden Abschnitten werden wir noch weitere Thatsachen kennen lernen, welche uns zwingen, den oxalsauren Kalk nur als eine besondere Ablagerungsform des Kalkes zu betrachten, und welche also Schleiden's Ansicht sehr unwahrscheinlich und völlig überflüssig machen.

---

1) Hilgers, in Pringsh. Jahrb., VI, S. 296.

2) Vergl. auch den Gehalt an kleesaurem Kalk bei Ca-freien oder Ca-armen Wasserkulturen von Klee *Opera III*, S. 124.

§ 2. *Holzner's Ansicht.*

Obgleich durch die früheren Untersuchungen die Kenntniss der in Pflanzen vorkommenden Krystalle schon in mancher Hinsicht erheblich gefördert war, so wurde doch zuerst durch die Forschungen Holzner's eine klare Einsicht in die hier obwaltenden Verhältnisse angebahnt, und dadurch zugleich ein allgemeineres Interesse für diese Bildungen erweckt. In seinem ersten Aufsatze in der Flora 1864 1) untersuchte er ihren chemischen und krystallographischen Charakter. Früher hatte man in mehreren Pflanzen die Krystalle für schwefelsauren oder kohlensauren Kalk gehalten, aber bereits Bailey und Sanio hatten für bestimmte Fälle die Unrichtigkeit dieser Meinung dargethan, und gezeigt, dass die Säure, an welche der Kalk gebunden war, Oxalsäure sei. Holzner wiederholte ihre Untersuchungen und dehnte sie auf die übrigen noch fraglichen Fälle aus, und es gelang ihm, den endgültigen Nachweis zu liefern, „dass die Krystalle in den Zellen der Gefässpflanzen, welche man für schwefelsauren und kohlensauren Kalk gehalten hat, aus oxalsaurem Kalk bestehen" 2).

Die mannigfaltigen Krystallformen des oxalsauren Kalkes brachte Holzner zu den zwei Systemen zurück, in denen dieses Salz, je nach seinem Gehalt an Krystallwasser, krystallisirt. Mit 3 Molekülen Wasser nimmt es die Formen des quadratischen, mit einer Moleküle Wasser jene des klinorhombischen Systems an. Zum ersteren gehören die Quadratoktaëder, das quadratische Prisma und deren Kombinationen, zum letzteren die Raphiden, während die Krystalldrusen sowohl dem einen als dem anderen Systeme angehören können.

In einem späteren Aufsatze hat Holzner seine bekannte Ansicht über die physiologische Bedeutung des oxalsauren Kalkes begründet. 3) Er geht dabei von folgender Betrachtung aus: Im Boden kommen die Phosphorsäure und die Schwefelsäure vorwiegend als Kalksalze vor, und sie müssen also, unter gewöhnlichen Umständen, von den Pflanzen als solche aufgenommen werden. In diesen bleiben die genannten Säuren aber nicht oder doch nur zu einem sehr geringen Theile mit Kalk verbunden, da der

1) G. Holzner, Ueber die Krystalle in den Pflanzenzellen, Flora 1864, S. 273, mit Taf. II.

2) Holzner, a. a. O. S. 283.

3) Holzner, Ueber die physiologische Bedeutung des oxalsauren Kalkes, Flora, 1867, S. 497.

grösste Theil für die Bildung der Eiweisskörper verwendet wird, in deren Konstitution der Schwefel bekanntlich als solcher eintritt, während die Phosphorsäure, in Verbindung mit Basen, in den Pflanzen stets in bedeutender Menge in Begleitung der Albuminate angetroffen wird. Am Schlusse einer Vegetationsperiode finden wir also den grössten Theil des Schwefels und der Phosphorsäure in Verbindung und Begleitung der Eiweisskörper. Dagegen finden wir den Kalk als oxalsauren Kalk in krystallinischer Form in bestimmten Zellen abgelagert. Aus diesen Thatsachen folgert nun Holzner mit vollem Recht, dass die Basis der Pflanzenkrystalle (wenigstens zum grössten Theile) von jenen Salzen stammt, deren Säuren zur Eiweissbildung verwendet wurden.

Auf diese Verhältnisse aufmerksam gemacht zu haben, bleibt Holzner's bedeutende Leistung, wenn auch die von ihm in Verbindung mit diesem Gedanken ausgesprochenen Hypothesen sich als nicht stichhaltig erweisen sollten.

Bevor ich auf eine Diskussion dieser Hypothesen eingehe, erlaube ich mir, sie hier wörtlich anzuführen. Nach einer eingehenden Besprechung der früheren Meinungen und der sonst sich darbietenden Erklärungen fährt Holzner (a. a. O. S. 520) fort: „Alle Erscheinungen lassen sich viel einfacher erklären, wenn man die Hypothese annimmt, dass die Oxalsäure ein Produkt der Proteinstoffe ist." Und nachdem er dann weiter darauf gewiesen hat, dass die Trennung der Phosphorsäure vom Kalke bis jetzt noch völlig unerklärt ist, formulirt er seine Ansicht ausführlich in folgenden Sätzen:

„Die Oxalsäure ist ein Produkt der Proteinstoffe, bestimmt, den phosphorsauren (und schwefelsauren) Kalk zu zersetzen, während der Kalk die Bestimmung hat, der Pflanze Phosphorsäure (und Schwefelsäure) zuzuführen. Nach Erfüllung dieser Bestimmung sind beide für die Pflanze werthlos oder schädlich. Daher ist von der Natur dafür gesorgt, dass sie vereint ein in organischen Säuren (und Phosphorsäure) unlösliches Salz bilden, oder auch: die Pflanze erzeugt deshalb Oxalsäure, weil deren Kalksalz in organischen Säuren (und Phosphorsäure) unlöslich ist, und somit durch jene die Phosphorsäure frei wird."

Diese Ansicht umfasst drei einzelne, und von einander nahezu unabhängige Hypothesen und zwar:

1. die Oxalsäure ist ein Produkt der Proteinstoffe;
2. die Oxalsäure ist bestimmt, den phosphorsauren und schwefelsauren Kalk zu zerlegen;

3. die Rolle des Kalkes ist, der Pflanze Phosphorsäure und Schwefelsäure zuzuführen.

Gegen jede dieser drei Hypothesen lassen sich zahlreiche und wie mir scheint, schwerwiegende Gründe anführen. Bevor ich aber zu deren Behandlung übergehe, will ich einige Thatsachen anführen, welche zeigen, dass Eiweissbildung auch ohne Ablagerung von Kalkoxalat vor sich gehen kann, und dass umgekehrt die Krystalle dieses Salzes auch dann entstehen können, wenn jener Prozess gar nicht stattfindet.

Das erstere lehren uns alle jene Pflanzen, welche überhaupt in ihrem Gewebe keine Krystalle bilden. Holzner meinte zwar, dass die Ablagerung des oxalsauren Kalkes bei allen Pflanzen vorkomme (a. a. O. S. 502), aber in der zweiten Abtheilung dieses Aufsatzes werde ich zeigen, dass unter den Kryptogamen das Vorkommen dieses Salzes nur auf einzelne systematische Gruppen beschränkt ist, und dass auch unter den Phanerogamen eine nicht unerhebliche Zahl von Ausnahmen gefunden wird. Als Beispiel nenne ich jetzt nur die meisten Gräser, bei denen bis jetzt noch kein oxalsaurer Kalk nachgewiesen wurde, und speziell den Mais, den ich in allen Entwickelungsperioden und in allen Organen vollständig untersucht habe, und von dem ich also mit aller Sicherheit behaupten kann, dass er in keiner Periode seines Lebens krystallinisches Kalkoxalat enthält. Dass aber gerade die Gräser reich an eiweissartigen Verbindungen sind, ist allgemein bekannt, und diese entstehen also, ohne von einer Ablagerung von oxalsaurem Kalk begleitet zu sein.

Den zweiten Fall bieten uns die Keimpflanzen. Von Wasserkulturen des rothen Klees, welche ich in destillirtem Wasser zog, und welche also keinen Stickstoff aufnehmen und auch keinen assimiliren konnten, enthielt das erste Blatt stets erhebliche Quantitäten kleesauren Kalkes; in den folgenden Blättern war die Menge eine geringere, weil kein Kalk aufgenommen werden konnte, aber es wurde immerhin meist noch eine gewisse Anzahl von Krystallen gebildet. 1) Ebenso bilden die keimenden Kartoffelknollen gleich anfangs bedeutende Mengen des oxalsauren Kalksalzes, obgleich sie in dieser Periode noch wohl keine Salze von aussen aufnehmen und jedenfalls noch kein Eiweiss bilden, zumal nicht in der sich entleerenden Knolle, wo ja auch bedeutende Mengen des Kalksalzes abgelagert werden. Auch Pfeffer 2) hat bereits die-

1) *Opera III*, S. 124.

2) Landwirtschaftliche Jahrbücher V S. 129

sen Einwand gegen Holzner's Ansicht erhoben, indem er sagte „das beim Keimen von Samen oft grosse Mengen von oxalsaurem Calcium entstehen, während Gyps und andere schwefelsaure Salze kaum in den Samen vorhanden sind." Auch bei der Keimung im Dunkeln, wo doch auch wohl kein Eiweiss gebildet wird, pflegt oxalsaurer Kalk zu entstehen.

Die erste Hypothese, „*dass die Oxalsäure ein Produkt der Proteinstoffe sei*", bildet nach Holzner den Kern seiner ganzen Theorie, den Ausgangspunkt für alle weiteren Betrachtungen. Dabei ist es offenbar die Hauptfrage, wo und bei welchem Prozesse man die Entstehung der Oxalsäure annehmen soll, namentlich ob sie bei der Bildung oder bei der Zersetzung der Eiweisskörper auftreten wird. Der ganze Gang der Holzner'schen Darstellung führt offenbar dazu, die Hypothese auf die Entstehung der Oxalsäure bei der Bildung der eiweissartigen Substanzen zu beschränken. Denn bei dieser Bildung muss sie, nach seiner Ansicht, zugegen sein, um die beiden anorganischen Säuren aus ihren Kalksalzen frei zu machen. Nur wenn man diese Vorstellung annimmt, hat es einen Sinn, die Oxalsäure als Produkt der Proteinstoffe entstehen zu lassen, denn wenn sie nicht in dem Momente und an dem Orte entsteht, wo sie ihre Funktion ausüben soll, sondern von anderswo angeführt werden muss, so ist es selbstverständlich völlig gleichgültig, wo sie gebildet wird, und steht die Vorstellung über ihren etwaigen Entstehungsort wenigstens in gar keinem Zusammenhang mehr mit der Hypothese über ihre Funktion bei der Eiweissbildung. Holzner neigt nun auch, am Schlusse seiner Auseinandersetzung, zu dieser Ansicht über, ohne darüber aber eine bestimmte Meinung zu äussern. „Nach dem Ueberblicke über das Ganze", sagt er Seite 523, „läge es nahe, die meines Wissens durch keine Beobachtung bereits angedeutete, geschweige denn gerechtfertigte Annahme zu machen, dass die Oxalsäure bei der Assimilation der Proteinstoffe entsteht." Soviel mir bekannt ist, haben spätere Schriftsteller immer dieser Ansicht den Vorzug gegeben, und also angenommen, dass die Oxalsäure bei der Bildung des Eiweisses entstehe. 1)

Diese Ansicht entbehrt nun aber der nothwendigen chemischen Stützen. Denn es ist zwar bekannt, dass bei verschiedenen Zersetzungen der Eiweisskörper Oxalsäure unter den Produkten auftritt, aber daraus darf man keineswegs schliessen, dass es auch bei der

1) Vergl. u. A. Pfeffer a. a. O.

Bildung des Eiweisses als Nebenprodukt auftreten müsse. Und für diesen letzteren Satz werden vorläufig wohl schwerlich direkte Beobachtungen angeführt werden können. Dazu kommt, dass in den Pflanzen die Gewebe und Zellen, in denen das Eiweiss vorzugsweise abgelagert ist, sich durch alkalische Reaktion auszeichnen, ein Umstand, der die Entstehung organischer Säuren nicht gerade wahrscheinlich macht.

Man findet in der physiologischen Literatur mitunter die Ablagerung des oxalsauren Kalkes in der Nähe der Gefässbündel als ein Argument für die Entstehung der Oxalsäure bei der Assimilation des Eiweisses angeführt. Aber abgesehen davon, dass es gar nicht bewiesen, ja sogar nicht einmal wahrscheinlich gemacht ist, dass das Eiweiss im Phloem der Gefässbündel entstünde, indem wir über die Funktion dieses Gewebes nichts Weiteres wissen, als das es zur Leitung des Eiweisses dient, ist es schwer eine Beziehung zwischen der angedeuteten Lage des oxalsauren Kalkes und der Funktion des Phloems zu finden. Denn die Krystalle liegen, in den gedachten Fällen, stets auf der Rückseite der Sclerenchymbündel, in der sogenannten Krystallscheide, und sind also vom Phloem durch eine, häufig sehr dicke, Schicht dickwandiger, luftführender und also todter Zellen getrennt, so dass die scheinbare Nähe noch keineswegs auf eine innige Beziehung zwischen dem Stoffwechsel des Phloems und dem der Krystallscheide hinweist. Entstünde der oxalsaure Kalk im Phloem, so sollte man die Krystalle doch wenigstens auf der Innenseite der Sclerenchymbündel erwarten. 1)

Giebt man zu, dass die Oxalsäure nicht bei der Assimilation der Proteinstoffe entsteht, und also nicht an Ort und Stelle, wo sie die Kalksalze zersetzen soll, so ist es selbstverständlich für Holzner's Theorie gleichgültig, wo sie dann entsteht, und es ist mir nicht klar geworden, weshalb dieser Forscher grade auf diesen Punkt ein solches Gewicht legt. Dazu kommt, dass die Erfahrungen in der Chemie die Entstehung der Oxalsäure aus Eiweisskörpern keineswegs so bei Weitem wahrscheinlicher machen als aus anderen organischen Verbindungen, dass hierin ein Grund für Holzner's Hypothese zu finden wäre. Schulze sagt darüber in seiner Chemie für Landwirthe (II. I. S. 140) „Was die Entstehung der

---

1) Dem Protoplasma wird allgemein eine alkalische Reaktion zugeschrieben; und dass die Inhaltsstoffe des Phloems diese Reaktion zeigen, ist von Sachs nachgewiesen worden. Botan. Zeitung, 1862, S. 257.

Oxalsäure aus anderen organischen Verbindungen betrifft, so ist sie eines der Endprodukte der Einwirkung von Salpetersäure oder eines andern auf nassem Wege leicht Sauerstoff abgebenden Körpers auf die meisten stickstofffreien und auch vieler stickstoffhaltigen organischen Stoffe. Am meisten Oxalsäure liefern bei dieser Behandlung diejenigen Verbindungen, die nach ihrem relativen Gehalte an Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff, angeschen werden können als bestehend aus Kohle und Wasser." Es ist also die Annahme, dass die Oxalsäure aus dem in fast jeder Zelle enthaltenen Zucker (indirekt) entstehe, wenigstens ebenso wahrscheinlich, als dass sie ihren Ursprung aus den Eiweisskörpern nehme. Die Hypothese, dass sie im ausgewachsenen Parenchym gebildet werde, ist also wenigstens ebenso wahrscheinlich, als dass sie bei Neubildungen, in jugendlichen, Eiweissreichen Geweben, als Nebenprodukt abgeschieden werde.

Als Ergebniss dieser Erörterungen glaube ich annehmen zu dürfen, dass die Oxalsäure nicht bei der Assimilation der Proteinstoffe entsteht, und dass die Annahme ihrer Entstehung bei der Zersetzung und Verwendung der Eiweisskörper bei Neubildungen weder durch Beobachtungen oder chemische Gründe gerechtfertigt, noch auch im Interesse der beiden anderen Hypothesen Holzner's nothwendig ist. Die erste Hypothese Holzner's, „die Oxalsäure ist ein Produkt der Proteinstoffe," halte ich also für unwahrscheinlich und überflüssig. In der dritten Abtheilung werden wir einige Betrachtungen kennen lernen, welche auf das Parenchym als den hauptsächlichen Ort der Entstehung der Oxalsäure hinweisen.

Gehen wir jetzt zur zweiten Hypothese über. Sie lautet: „Die Oxalsäure ist bestimmt, den phosphorsauren und schwefelsauren Kalk zu zerlegen."

Ueber diese Hypothese lässt sich wenig sagen, weil unsere Kenntnisse von den hier stattfindenden Vorgängen noch viel zu gering sind, um ein endgültiges Urtheil zu gestatten. Möglich ist es allerdings, dass die Phosphorsäure und die Schwefelsäure aus ihren Kalksalzen frei gemacht werden, bevor sie sich an der Bildung des Eiweisses betheiligen. Dagegen spricht aber der schon oben angeführte Umstand, dass die Reaktion des Eiweisses in der Pflanze eine alkalische ist, und dass die Säuren sich also jedenfalls in gebundenem Zustande daran betheiligen.

Andererseits ist es aber ebenso gut möglich, dass die Zerlegung der aus dem Boden aufgenommenen Salze der Phosphorsäure und

der Schwefelsäure erst druch den Prozess der Eiweissbildung selbst herbeigeführt wird, während erst später der dabei frei werdende Kalk sich mit der Oxalsäure verbinden kann. Aber die Betrachtung dieser Möglichkeit hilft uns wenig, da man nicht weiss, ob die beiden fraglichen anorganischen Säuren sich im Zellsafte als Kalksalze befinden, und ob nicht etwa, nach den Berthollet'schen Gesetzen, auch unabhängig von der Oxalsäure, eine wenigstens partielle Zersetzung stattfindet.

Manches spricht dafür, dass die Phosphorsäure und die Schwefelsäure sich nicht als Kalksalze an der Eiweissbildung betheiligen, und ebenso wenig als Kalksalze den Eiweiss bildenden Organen zugeleitet werden. Denn die Gräser beweisen uns, dass die Bildung von oxalsaurem Kalk keineswegs eine nothwendige Vorstufe für die Eiweissbildung ist, ja dass diese sogar nicht einmal von einer reichlichen Kalkanhäufung in den Pflanzen begleitet zu sein braucht. Dieses lehren uns die Aschenanalysen, welche in den Getreidearten stets nur einen geringen Gehalt an Kalk aufweisen [1]).

Nehmen wir aber an, dass die Trennung des Kalkes von den genannten Säuren nicht bei deren Betheiligung an der Eiweissbildung, und nicht direkt durch die Oxalsäure geschieht, so bleibt für die Ablagerung der Krystalle keine andere Erklärung übrig, als die Annahme, dass der Ueberschuss des Kalkes „für die Pflanze schädlich ist, dass also die Oxalsäure den schädlichen Kalk in unlösliche Form zu bringen habe." [2]) Und damit wären wir genau zur entgegensetzten Ansicht gelangt wie Holzner, zu einer Annahme, welcher dieser Forscher ausdrücklich als unzulässig verwirft.

Wir kommen jetzt zur Besprechung der dritten Hypothese Holzner's, d a s s   e s   d i e   R o l l e   d e s   K a l k e s   s e i,   d e r   P f l a n z e   P h o s p h o r s ä u r e   u n d   S c h w e f e l s ä u r e   z u z u f ü h r e n.

Hiergegen ist zunächst anzuführen, dass man nicht weiss, ob die beiden Säuren in den pflanzlichen Geweben, während ihres Transportes, an Kalk gebunden bleiben, und ob eine solche Verbindung für die Pflanzen wirklich nothwendig wäre. In Wasserkulturen brauchen diese Säuren nicht grade in Verbindung mit Kalk angewandt zu werden.

---

1) Wolff, Aschenanalysen, 1871.
2) Holzner, a. a. O. S. 520.

Holzner hat es ferner versucht, diese Rolle des Kalkes als die Ursache ihrer Nothwendigkeit für die Entwickelung der Pflanzen darzuthun. Aber auch dieses ist ihm nicht gelungen, da seine Annahme nicht im Stande ist jene Nothwendigkeit zu erklären. Holzner hat dies zwar versucht „Fehlt der Kalk, sagt er S. 524, so verbindet sich die Oxalsäure, in ihrer Verwandtschaft zu Basen mit der Schwefelsäure wetteifernd, mit anderen Basen, der Zellinhalt wird vergiftet und Niemand weiss, wie weit die Pflanze im Stande ist, die für sie unnatürlichen Verbindungen aufzuheben oder zu secerniren." Aber die wichtigsten Wasserkulturen, welche die Nothwendigkeit des Calciums beweisen, sind grade mit dem Mais gemacht worden, einer Pflanze, welche keinen oxalsauren Kalk ablagert, also bei Kalkmangel auch wohl nicht durch eine übermässige Anhäufung der Oxalsäure vergiftet werden kann. Hier ist also die Ursache jener Nothwendigkeit jedenfalls eine ganz Andere.

Auch die dritte Hypothese Holzner's kann ich also nicht für hinreichend begründet halten.

Am Schlusse dieser ausführlichen Kritik will ich nicht unterlassen, darauf aufmerksam zu machen, dass die Leistung Holzner's dadurch nur erhöht wird, dass man sie auf das wirklich Gute beschränkt, und wenn man sie von den Hypothesen, in welche sie der Verfasser eingekleidet hat, möglichst befreit. Diese letzteren erscheinen nach den Forschungen, welche in den dreizehn Jahren seit der Publikation des Holzner'schen Aufsatzes veröffentlicht worden sind, als unwahrscheinlich und überflüssig, zum Theil auch als unrichtig, und es ist deshalb wünschenswerth sie zu beseitigen, damit nicht später der Kern der Holzner'schen Arbeit mit ihnen verloren geht. Dieser Kern liegt in dem Gedanken, dass der Kalk des Calcium-oxalats aus dem phosphorsauren und schwefelsauren Kalke stammt, den die Pflanzen behufs ihrer Eiweissbildung aus dem Boden aufnehmen und zerlegen [1]).

Abtheilung II.

Anatomische Betrachtung der Kalkablagerungen.

§ 3. *Die Verbreitung des Kalkoxalates über das Pflanzenreich.*

Wie wir im historischen Theile gesehen haben, hat man früher

1) „Phytocrystalla sejungendo acidum phosphoricum e calcaria phosphorica nasci existimo." Holzner, Dissertation 1864, und Flora 1867, S. 497.

aus dem sehr allgemeinen Vorkommen des oxalsauren Kalkes in den Pflanzen den Schluss gezogen, dass dieses Salz keiner Pflanze fehle, und diese Folgerung als Grundlage theoretischer Betrachtungen benutzt. Aber schon damals war es nicht unbekannt, dass, wenn das Kalkoxalat auch unter den Phanerogamen äusserst verbreitet ist, solches bei den Kryptogamen keineswegs der Fall sei. Es ist sehr merkwürdig, dass die citirten Autoren diesen Einwand nicht weiter berücksichtigt haben. Nachdem Holzner die Untersuchungen Schwendener's und de Bary's welche bei vielen Flechten den oxalsauren Kalk nicht gefunden hatten, und das Vorkommen dieses Salzes bei den Pilzen besprochen hat, fährt er fort: „Nimmt man noch zu Hilfe, dass dieses Salz auch in Pulverform vorkommt, so glaube ich, werden alle Pflanzen sich als krystallbildend erweisen" [1]).

Aus den folgenden Angaben wird man ersehen, dass diese Verallgemeinerung keineswegs gestattet ist, und dass das Kalkoxalat, wenngleich im Pflanzenreiche sehr verbreitet, doch bei Weitem nicht in allen Pflanzen gefunden wird, und also auch kein nothwendiges Produkt des pflanzlichen Stoffwechsels ist. Ich fange mit den Kryptogamen an.

Unter den Algen ist das Kalkoxalat verhältnissmässig selten, Schleiden führt als Beispiel von Algen, welche Krystalle in den Zellen führen, *Spirogyra* an, als Beispiele von solchen, bei denen sie ausserhalb der Zellen vorkommen, u. a. *Chaetophora* und *Hydrurus* [2]). Aber in wiefern die von Schleiden beobachteten Bildungen wirklich oxalsaurer Kalk sind, dürfte noch einer wiederholten Untersuchung, nach besserer chemischer Methode, bedürftig sein. Da mir sonst keine Angaben über das Vorkommen dieser Salze bei den Algen bekannt geworden ist, so schliesse ich, dass es in dieser Klasse wenigstens sehr selten ist.

Bei der Untersuchung der Pilzgewebe findet man nach de Bary [3]) überaus häufig Krystalle, welche, soweit sie genauer untersucht wurden, sich stets als oxalsauren Kalk erwiesen. Im Innern der Zellen fand de Bary die Krystalle nur in zwei Fällen. Bei *Russula adusta* kommen kleine stabförmige Krystallchen hie und da in den blasigen Zellen des Stieles und des Hutes vor. An den schmalen, cylindrischen Fäden des Myceliums von *Phallus*

1) Holzner, Flora 1867, S. 502.
2) Schleiden, Grundzüge I, S. 174.
3) de Bary, Die Pilze, Flechten und Myxcomyceten, S. 13.

caninus finden sich einzelne, zu grossen kugeligen oder flaschenförmigen Blasen erweiterte Zellen, welche fast ausgefüllt sind von einer grossen, aus oxalsaurem Kalk bestehenden, glänzenden Kugel, die ein strahlig krystallinisches Gefüge besitzt. Meistens findet sich das Kalkoxalat auf der Aussenfläche der Pilze oder in den Interstitien ihres Gewebes, und zwar vorzugsweise in jugendlichen Entwickelungsstadien, an alten Exemplaren ist es oft wenigstens schwieriger aufzufinden. Es tritt entweder in der Form regelmässiger Quadratoctaeder auf, oder, am häufigsten, als unregelmässige Drusen oder Nadeln oder eckige Körnchen. Viele Mycelien verdanken ihre weisse Farbe dem Kalke, aber auch in den Fruchtträgern fleischiger und lederartiger Schwämme, ja sogar auf der Hymenialfläche kommen Krystalle oder Drusen vor [1]). De Bary schliesst seine Aufzählung dieser Fälle mit der Bemerkung: „Das Vorkommen des oxalsauren Kalkes dürfte hiernach unter den Pilzen sehr verbreitet sein. Vermisst habe ich denselben bis jetzt bei allen *Hyphomycetenformen*, *Lycoperdon-* und *Bovista-Arten*".

Unter den Flechten ist dagegen der oxalsaure Kalk bei Weitem nicht so verbreitet. De Bary sagt hierüber [2]): „Er fehlt nicht nur allen Gallertflechten, sondern kommt nicht einmal allen krustigen Heteromeren zu; so suchte ich ihn z. B. bis jetzt vergebens bei *Lecanora pallida* und *Lecidella enteroleuca* Kbr. Unter den laubartigen konnte ich ihn so wenig wie Schwendener finden, abgesehen von seinem Vorkommen bei *Placodium* und *Endocarpon monstrosum*, dessen dieser Beobachter erwähnt; auch bei den meisten strauchartigen sah ich ihn so wenig wie Schwendener." Also ist der oxalsaure Kalk nur bei den Krustenflechten häufig. Hier findet er sich, wie in der Regel bei den Pilzen, niemals im Innern der Zellen, sondern entweder auf der Rindenoberfläche, auf den Markhyphen und in den Lücken zwischen diesen, oder in Form feiner Körnchen in die Membranen des dichten Rindengewebes eingelagert [3]).

Bei den Moosen sind, so viel mir bekannt, bis jetzt keine Krystalle gefunden worden.

Desgleichen fehlen sie den meisten Farnen; doch kommen sie in den Epidermiszellen von *Asplenium Nidus* und in den Deck-

---

1) Vergl. die Aufzählung der Beispiele, a. a. O. S. 14.

2) a. a. O. S. 257.

3) de Bary. a. a. O. S. 256, wo auch die Beispiele genannt sind.

plättchen von *Cyathaceen* vor, welche letztere je eine Druse von Kalkoxalat enthalten [1]). Bei den *Equiseten* ist bis jetzt noch kein oxalsaurer Kalk anatomisch nachgewiesen.

Unter den Gymnospermen ist der oxalsaure Kalk sehr verbreitet, und kommt er vorzüglich in der Rinde und in den Blättern, in den Zellmembranen abgelagert, vor [2]).

Bei den angiospermen Phanerogamen ist er so allgemein, dass er den meisten Familien, und in einer Familie meist allen Genera und Arten zukommt. Bei denjenigen, wo eigentliche Krystallschläuche selten sind oder fehlen, ist der oxalsaure Kalk oft in Form kleinerer Krystalle im Inhalt der parenchymatischen Zellen eingelagert. Je allgemeiner diese Regel Geltung hat, um so beachtenswerther ist eine Reihe von Ausnahmefällen [3]). Bei den meisten *Gramina* und *Potameen* ist, abgesehen von den Blüthentheilen, kein oxalsauer Kalk nachgewiesen. In erstgenannter Familie hat aber *Panicum turgidum* zahlreiche Drusen im Parenchym des Stengels. Auch unter den Familien, deren meiste Arten reich an oxalsaurem Kalk sind, kommen einzelne Spezies vor, denen diese Verbindung fehlt. So z. B. *Nicandra physaloides* und *Petunia nyctaginiflora* unter den Solanaceen; *Tulipa sylvestris*, *Fritillaria Meleagris*, *Lilium Martagon*, *candidum* und *aurontium* unter den Liliaceen; die Arten von *Typha* unter den Typhaceen, unter denen *Sparganium* wieder reich an Krystallen ist. Unter den Lemnaceen hat *Wolffia* keine Krystalle, die *Lemnen* und *Spirodelen* sind reich an Raphidenschläuchen, letztere auch an Drusen [4]).

Gelegentlich einer anatomischen und microchemischen Untersuchung habe ich den *Mais* in allen Entwickelungsstadium und in allen Organen auf oxalsauren Kalk untersucht, ohne jedoch die geringste Spur von krystallinischen Ablagerungen zu finden. Ich hebe dieses deshalb hervor, weil grade für die Maispflanze durch Wasserkulturen festgestellt ist, dass sie ohne Calcium nicht wachsen kann, und dass es also hier ganz klar ist, dass die Bedeutung des Kalkes für die Pflanzen wenigstens nicht ausschliesslich in der Bildung des oxalsauren Kalkes zu suchen ist (vergl. oben S. 265).

Aus dieser Aufzählung ergiebt sich, dass zahlreiche Arten und

---

1) de Bary, Vergleichende Anatomie, S. 148.
2) Solms-Laubach, Bot. Zeitung, 1871, S. 509.
3) de Bary, a. a. O. S. 148.
4) Alle diese Beispiele bei de Bary, a. a. O.

viele grössere Gruppen von Pflanzen keinen oxalsauren Kalk enthalten. Die meisten unter ihnen enthalten aber ebenso wenig kohlensauren Kalk. In wie weit hier der Kalk in anderer Form, etwa in unsichtbarer Mischung in den Zellhäuten, abgelagert ist, oder ob darunter auch Fälle vorkommen, wo überhaupt kein überschüssiger Kalk aus dem Stoffwechsel ausgeschieden wird, müssen spätere Untersuchungen lehren.

§ 4. *Das Vorkommen des kohlensauren Kalkes.*

Gegenüber dem allgemeinen Vorkommen des oxalsauren Kalkes gehören die Fälle, in denen Pflanzen kohlensauren Kalk in fester Form abscheiden, zu den Seltenheiten. Grössere Mengen dieses letzteren Salzes findet man unter den Cryptogamen bei gewissen Algen und vielen Myxomyceten, wo es die einzige Form der Kalkablagerung zu sein scheint. Dagegen enthalten manche Phanerogamen, neben oxalsaurem auch noch kohlensauren Kalk, und zwar entweder in den Zellhäuten bestimmter Zellen, oder auf der Aussenfläche der Epidermis, ausgeschieden.

Ueber das Vorkommen des kohlensauren Kalks bei Algen finde ich bei Hofmeister folgende Angaben [1]): „Besonders reichlich ist die Kalkablagerung zwischen den Lamellen der Membranen bei gewissen Meeresalgen aus sehr verschiedenen Formenkreisen: z. B. bei den Corallinen, *Acetabularia*, *Anadyomene*, *Halymeda*, *Opuntia*. Ein dünner Querschnitt des einzelligen, cylindrischen Stammes von *Acetabularia mediterranea* zeigt zwischen und in die äusseren Lamellen der deutlich und vielfach geschichteten Membran dunkle (das Licht stärker brechende) punktförmige Massen eingestreut. In den äussersten Lamellen sind sie in grösster Zahl vorhanden; in den mittleren Schichten der Haut nehmen sie allmählig ab; den innersten fehlen sie ganz. Die dunklen Massen sind unmessbar klein, ihre Gestalt nicht erkennbar. Bei Zusatz sehr verdünnter Säuren lösen sie sich unter Gasentwickelung." Der Reichthum der Arten der Gattung *Chara* an kohlensaurem Kalk ist allgemein bekannt.

Bei den Myxomyceten findet man den kohlensauren Kalk sowohl in den Plasmodien, als auch in der Wand des Sporangiums und in dem Capillitium. Bei manchen Physareen (z. B. *Spumaria*) kommt er im Plasmodium in ungeheurer Masse vor [2]). Auch die Sporan-

---

1) Hofmeister, die Pflanzenzelle, S. 246.
2) Hofmeister, a. a. O. S. 392.

giumwand der meisten *Physareen* ist mit dieser Verbindung incrustirt, je nach den Genera und Arten ganz oder theilweise [1]. Bei manchen Gattungen (*Physarum*) tritt er in Form kleiner, runder Körnchen auf, welche theils vereinzelt der Membran ein- oder auf der Innenceite angelagert sind, theils dichte unregelmässige Haufen auf deren Innenseite bilden. Bei vielen Arten sind diese Kalkkörnchen gelb gefärbt. *Didymium* hat einen krystallinischen, aus sternförmigen Drusen und einzelnen kleinen Krystallen bestehenden reifartigen Ueberzug kohlensauren Kalkes auf der Aussenfläche der Sporangien. Auch bei den *Didermen* findet man eine Kalkkruste auf der Sporangienwand. Auch der Stiel des Sporangiums ist häufig reich an Kalk. Im Capillitium von *Physarum* und einigen verwandten findet man an den Knoten des Netzes die Röhren blasig aufgetrieben und mit Anhäufungen von Kalkkörnern erfüllt (Kalkblasen) [2]. Bei *Didymium physaroides* schliessen die Fasern einzelne eckige Kalkdrusen oder Kalkkrystalle ein. Endlich erwähne ich noch der Schuppen, Körner und Krystalle von kohlensaurem Kalk, welche auf den Sclerotien (z. B. von *Aethalium* und *Didymium)* abgelagert sind [3].

Bei den Phanerogamen finden wir den kohlensauren Kalk vorwiegend in oder auf der Epidermis abgelagert, nur in seltenen Fällen auch im Parenchym der Rinde und des Markes. Letzteres kommt bei manchen *Acanthaceen* und *Urticaceen* vor, wo der Kalk in Cystolithen abgeschieden ist [4].

In der Epidermis liegt der Kalk [5] theils in der Membran mancher Haare, theils in den sogenannten Knötchen, welche die Basis der Haare bei manchen Pflanzen umgeben, theils endlich in den Cystolithen.

Cystolithen sind eigenthümliche gestielte, in das Innere der Zelle ragende Auswüchse der Wand, welche hauptsächlich aus einem innigen Gemenge von Cellulose und kohlensaurem Kalk bestehen. Sie kommen unter den *Urticaceen* ziemlich häufig vor [6], so z. B. bei allen Arten von *Ficus*, bei *Parietaria*, *Boehmeria*, *Celtis*, *Morus*, *Broussonetia*, *Humulus*, *Cannabis*, *Urtica* u. a., bei denen sie mehr oder weniger rund sind. Spindelförmige, gerade

1) de Bary, Morphologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten, S. 296.
2) a. a. O. S. 297.
3) a. a. O. S. 312.
4) de Bary, Vergleichende Anatomie, S. 150.
5) de Bary, a. a. O. S. 108.
6) Beispiele nach de Bary, a. a. O. S. 111.

oder gekrümmt zweischenkelige Cystolithen haben *Urtica macrophylla* und *Pilea.* Den Gattungen *Ulmus* und *Dorstenia* fehlen dagegen die Cystolithen. Auch bei den *Acanthaceen* sind sie häufig, fehlen jedoch auch hier einzelnen Arten (z. B. *Acanthus mollis*).

Um die in die Epidermis eingesenkte Basis der Haare liegen bei manchen *Boragineen* und *Compositen* und bei einigen anderen Gewächsen eine oder zwei ringförmige Reihen von Zellen, deren dem Haare zugekehrte Wand stark verdickt ist und eine reichliche Menge kohlensauren Kalkes enthält, welche theils homogen mit der Cellulose gemischt, theils in sehr kleinen Körnchen abgelagert ist. So z. B., bei *Echium, Cerinthe, Onosma, Silphium* u. a.[1]) Bei manchen dieser Pflanzen verdanken die Blätter ihre Rauhheit zum Theil diesen kalkhaltigen Zellrosetten.

In den Haaren vieler *Cruciferen* (*Alyssum, Cheiranthus, Capsella* u. a. m.) liegt, vorwiegend in den äusseren Schichten der Membran, kohlensaurer Kalk in nicht einzeln unterscheidbaren Theilchen [2]).

Aufgelagert auf die Aussenfläche der Cuticula, diese inkrustirend, findet sich kohlensauer Kalk in feinkörnigen Massen 1. auf der Epidermis über den Gefässbündelenden mancher Landpflanzen, 2. als zerstreute Kalkschüppchen auf den Blättern und krautigen Stengeln der *Plumbagineen*, und 3. auf der ganzen Epidermisfläche untergetauchter Wasserpflanzen [3]). Der erstere Fall kommt bei vielen Farnen, und an den Blättern der weiss inkrustirten *Saxifraga*-Arten vor, von denen die Epidermis der ersteren in den kalkhaltigen Grübchen keine Spaltöffnungen enthält, während die *Saxifragen* an dieser Stelle Wasserspalten besitzen. Zu bemerken ist, dass die genannten Pflanzen in den jungen Blättern aus diesen Grübchen Wassertropfen ausscheiden. Die Kalkschüppchen der *Plumbagineen* finden sich bei Arten von *Plumbago, Statice* und *Armeria*, und sind ziemlich gleichmässig über die ganze Epidermis zerstreut. Unter den Wasserpflanzen, deren Epidermis häufig mit einem starken Ueberzug von kohlensaurem Kalk bedeckt ist, sind zumal die Arten der Gattung *Potamogeton* zu nennen.

Aus dieser gedrängten Zusammenstellung der Literatur sieht man, dass Ablagerungen von kohlensaurem Kalk, wenn auch selten, doch in sehr entfernten Gruppen des Gewächsreiches vor-

---

1) Mohl, Bot. Ztg., 1861, S. 229 und de Bary, a. a. O. S. 112.
2) de Bary, a. a. O. S. 112.
3) de Bary, a. a. O. S. 113.

kommen, und dass der Ort dieser Ablagerungen meistens ein solcher ist, dass das Kalksalz dem Stoffwechsel in der Pflanze möglichst entzogen ist. Es weist dieses darauf hin, dass wir es als Auswurfstoff betrachten müssen.

§ 5. *Die anatomische Vertheilung des oxalsauren Kalkes bei den Gefässpflanzen.*

Wenn wir es versuchen, vom anatomischen Standpunkt aus eine Uebersicht über das Vorkommen des oxalsauren Kalkes bei den höheren Pflanzen zu gewinnen, so scheint es auf dem ersten Blicke, als ob die Vertheilung dieses Salzes je nach den Gattungen und Arten eine ganz verschiedene sei und sich keiner allgemeinen Regel füge. Erinnern wir uns jedoch, dass wir bei den verschiedensten Abtheilungen des Gewächsreiches keineswegs ein gleiches Maass der Differenzirung der einzelnen Organe erwarten dürfen, dass wir im Gegentheil je nach Umständen dasselbe Organ auf der niedrigsten Stufe der Ausbildung oder in hoher Entwickelung finden können, und dass eine Funktion, welche bei gewissen Pflanzen durch besondere Organe besorgt wird, bei anderen so wenig ausgebildet sein kann, dass sie nur in gewöhnlichen vegetativen Zellen stattfindet, und endlich bei noch anderen auch wohl völlig fehlen kann, so werden wir auch bei der Untersuchung des oxalsauren Kalkes sehr verschiedene Grade der Differenzirung erwarten dürfen. In den am besten entwickelten Fällen nun liegt dieses Salz in besonderen Zellen, welche neben ihm nur in der Jugend noch Protoplasma enthalten, dieses aber später verlieren, und dann ausser dem Kalkoxalate nur Wasser führen (vergl. § 6). In solchen Zellen sind die Krystalle also dem Stoffwechsel völlig entzogen, sie erleiden hier, mit wenigen unten zu nennenden Ausnahmen, keine weitere Veränderung (§ 9). Und wenn wir unter diesen sehr zahlreichen Fällen wieder diejenigen aussuchen, welche den höchsten Grad der Differenzirung zeigen, so finden wir für die Abscheidung des oxalsauren Kalkes ein besonderes Gewebe bestimmt, welches offenbar keine andere Funktion übernimmt. Dieses Gewebe ist die Krystallscheide der Bastbündel und seine Lage auf der Grenze eines aus todten, nur luftführenden Zellen bestehenden Gewebes zeigt uns in sehr klarer Weise, dass die Krystalle hier an einem Orte abgelagert sind, wo sie nicht nur selbst dem Stoffwechsel entzogen sind, aber vor Allem auch den übrigen, kräftig thätigen Zellen kein Hinderniss gegen den Austausch ihrer Säfte in den Weg stellen.

Aus diesen Fällen leiten wir also das Prinzip ab, dass der oxalsaure Kalk dem Stoffwechsel möglichst entzogen, und vorzugsweise an solchen Stellen abgelagert ist, wo er den Säfte-Austausch der übrigen Zellen am wenigsten beeinträchtigt.

Versuchen wir es, mittelst dieser Regel die wichtigsten Vorkommnisse des oxalsauren Kalkes in übersichtlicher Weise anzuordnen, so lassen sich folgende Hauptfälle unterscheiden, nämlich:

a) Die Krystalle liegen im Protoplasma gewöhnlicher Zellen.

b) Die Krystalle liegen in der Zellhaut, und zwar:
   2. von gewöhnlichen parenchymatischen Zellen,
   3. von Oberhautzellen,
   4. von dickwandigen, luftführenden Zellen.

c) Die Krystalle liegen in besonderen Zellen, welche keine andere Funktion haben, als die Ausscheidung des Kalkoxalates, und zwar:
   5. im Parenchym; zerstreut, oder häufig in Längsreihen.
   6. an der Wand der Luftkanäle,
   7. in den Krystallscheiden der Bastbündel.

Ich habe diese sieben Gruppen derart angeordnet, dass sie mehr oder weniger eine Stufenleiter bilden, von den einfachsten Fällen ohne merkliche Differenzirung ausgehend, allmählig zu den am höchsten dfferenzirten ansteigend. Es ist leicht ersichtlich, dass diese Gruppen dem soeben aufgestellten Prinzipe um so vollständiger entsprechen, eine je höhere Nummer sie tragen.

Es ist selbstverständlich nicht möglich, alle Fälle in eine solche gedrängte Uebersicht zusammenzustellen. Ich habe ja auch nur die wichtigsten und am allgemeinsten verbreiteten ausgewählt, und die übrigen seltneren einfach weggelassen. So z. B. das Vorkommen von oxalsaurem Kalk in der Samenschale und im Holze[1]). Aber so weit diese Fälle mir bekannt geworden sind, fügen auch sie sich in sehr einfacher Weise der oben gegebenen Regel.

Ich will jetzt die aufgezählten Gruppen durch einzelne Beispiele näher erläutern. Als Typus für die erste Abtheilung führe ich das schöne Bild einer Zelle eines Kürbishaares aus Sachs' Experimental-Physiologie an[2]). Eine grosse Zelle führt hier einen

---

1) Vergl. de Bary, Vergleichende Anatomie, S. 502.
2) Sachs's Experimental-Physiologie, S. 450, Fig. 45.

reichen protoplasmatischen Inhalt, dessen zahlreiche, die Vacuole durchsetzende Fäden in lebhafter Strömung begriffen sind. Eine grosse Menge stärkehaltiger Chlorophyllkörner zeigt die assimilirende Thätigkeit der Zelle an. Ausserdem findet man an einer Stelle in einem Protoplasma-Faden ein kleines Krystall von oxalsaurem Kalk eingeschlossen, der passiv vom beweglichen Protoplasma mit fortgeführt wird. Es ist deutlich, dass der Krystall hier nur eine nebensächliche Ausscheidung ist. Aehnliche Fälle, wo in Zellen, deren Haupt-Funktion offenbar eine andere ist, kleine Krystalle von Kalkoxalat im Protoplasma gefunden werden, finden sich im Pflanzenreiche gar nicht selten und werden wohl den meisten Mikroskopikern bekannt sein. Hofmeister erwähnt ihrer in seiner „Pflanzenzelle" (S. 393), und führt als Beispiele das Mark von *Tradescantia undulata* und die Stengelrinde von *Papyrus antiquorum* an. In der Rinde von *Passiflora suberosa* finden sich Krystalldrusen in chlorophyllführenden Zellen, bei *Corylus Avellana* und *Platanus occidentalis* Krystalle in den stärkeführenden Zellen der Markstrahlen, bei ersterer Art im Holze, bei letzterer in der Rinde [1]. Auch die Krystalle und Drusen von Kalkoxalat in den Aleuronkörnern mancher Samen gehören zu dieser Gruppe.

In der Zellhaut gewöhnlicher parenchymatischer Zellen liegt der oxalsaure Kalk in krystallinischer Form in der Rinde und in den Blättern vieler Gymnospermen. Betrachten wir zunächst die Blätter, da diese den einfachsten Fall bilden. Nach den ausführlichen Untersuchungen von Solms-Laubach enthalten die Blätter in ihrem Rindenparenchym bei fast allen Coniferen, nur mit Ausnahme mancher *Abietineen*, in der Zellmembran eingelagerten oxalsauren Kalk. [2] Dagegen enthalten die Bastbündel und das Transfusionsgewebe dieser Blätter kein Kalkoxalat. [3] Wo die Dicke der Membran eine sichere Entscheidung erlaubte, fand der genannte Forscher es auf die Mittellamelle der Zellmembran beschränkt, und zwar tritt es gewöhnlich in Körnchenform auf (*Thuya*, *Biota*, *Cephalotaxus*). In der primären Rinde der Zweige kommt das Kalkoxalat bei den Coniferen gleichfalls in weiter Verbreitung in den Wänden der Parenchymzellen vor, so z. B. bei *Biota* vorwiegend in der Mittellamelle der radialen Wände dieses Paren-

1) Sanio, Monatsber. d. Berlin. Akad. 1857, S. 259.
2) Solms-Laubach, Bot. Ztg. 1871, S. 521.
3) Ebendas. S. 518.

chyms, [1]) welche Wände sich später spalten, um die intercellularen Lufträume zu bilden, wobei dann die Krystalle als kleine äusserst zahlreiche Prominenzen auf der Aussenwand der Zellen erscheinen. Bei *Ephedra* (a. a. O. S. 518) liegt das Kalkoxalat in unglaublicher Menge in den Rindenmarkstrahlen. Bei manchen Coniferen enthalten auch die Zellmembranen der Oberhaut und der Bastfasern oxalsauren Kalk.

In der Oberhaut wurde oxalsaurer Kalk, auser bei den Coniferen, auch bei den Gattungen *Dracaena, Sempervivum* und *Mesembryanthemum* gefunden. Er liegt hier in zahlreichen kleineren Körnchen, oder in ziemlich grossen wohl ausgebildeten Krystallen (*Dracaena*) in der Ausenwand der Zellen, selten auch mehr oder weniger in die seitlichen Wände eindringend, nicht aber in der Innenwand. Also nur in denjenigen Wänden, durch welche der Säfteaustausch ohnehin nicht stattfindet. [2]) Bei *Dracaena* wurden die fraglichen Gebilde von Pfitzer entdeckt, und für *D. reflexa, arborea, Draco* und *umbraculifera* beschrieben und abgebildet. [3]) Bei den Arten von *Sempervivum* und *Mesembryanthemum* hat sie de Bary entdeckt, [4]) während sie von Solms-Laubach eingehend studirt worden sind. [5]) Manche dieser Arten verdanken die Farbe oder das körnige Ansehen ihrer Blätter der Anwesenheit dieser Krystalle; so z. B. *Mesembryanthemum Lehmanni* seine glauke Farbe, *Sempervivum calcarium* seine körnige Punktirung.

Als stark verdickte, luftführende Zellen, deren Membran Kalkoxalat enthält, sind die Bastfasern in der Rinde mancher Coniferen, die von *Ephedra* und ferner die bekannten Spicularzellen von *Welwitschia* anzuführen. [6]) Diese Zellen sind hier offenbar Festigungs-Apparate, und die Ablagerung des Kalkoxalates kann bei ihnen nur als eine nebensächliche Funktion betrachtet werden. Da sie aber im erwachsenen Zustand nur Luft als Inhalt führen, betheiligen sie sicht nicht mehr an den Säfteaustausch der lebenden Zellen, und ihre Wand bietet also für die Krystalle einen Ort, der so zu sagen allen Anforderungen entspricht, da er sie für den

1) Ebendas. S. 515.

2) Zu bemerken ist, dass die Wände der Schiesszellen der Spaltöffnungen in solchen Fällen von krystallinischen Einschlüssen frei sind.

3) Pfitzer, Ueber die Einlagerungen von Kalkoxalat-Krystallen in die pflanzliche Zellhaut. Flora 1872, S. 97, Taf. III.

4) de Bary, Bot. Ztg., 1871, S. 135.

5) Solms-Laubach, Bot. Ztg., 1871, S. 543.

6) Solms-Laubach, a. a. O. S. 509, 518.

Stoffwechsel völlig unschädlich macht. Zu bemerken ist, dass die Krystalle in der Regel in den äusseren Schichten der dicken Membran liegen. Für die Einzelheiten dieses interessanten Falles verweise ich auf die schon mehrmalen citirte Arbeit von Solms-Laubach: „Ueber einige geformte Vorkommnisse oxalsauren Kalkes in lebenden Zellmembranen." [1])

Wir kommen jetzt zu der letzten Gruppe von Fällen, in denen die Krystalle in besonderen Zellen abgelagert sind, welche keine andere Thätigkeit als grade diese Ablagerung zeigen, und in der Regel ihr Protoplasma verlieren und absterben, sobald ihre krystallinischen Einschlüsse ihre endgültige Grösse erreicht haben. Während also in den bis jetzt besprochenen Fällen die Ausscheidung des Kalkoxalates neben anderen Funktionen in denselben Zellen gefunden wurde, haben wir es hier mit Zellen zu thun, welche keine andere Aufgabe verfolgen. Solche Zellen findet man nun bei sehr zahlreichen, zumal angiospermen Pflanzen. Wir betrachten zunächst den Fall, dass sie im Parenchym zerstreut liegen, und sich von den übrigen Zellen dieses Gewebes in Form und Grösse nicht wesentlich unterscheiden. Auf mikroskopischen Schnitten sind sie meist leicht kenntlich, da sie dünnwandig, und ganz oder nahezu ganz mit den Krystallen gefüllt sind. Bei Monocotylen sind diese letztere vorwiegend Raphiden, bei Dicotylen findet man in den Krystallschläuchen des Parenchyms vorwiegend Drusen, oder ein feines, krystallinisches Pulver, seltner einzelne, grössere und wohl ausgebildete Krystalle. Am reichlichsten findet man sie in dem Parenchym saftigen Laubes, lederiger Blätter, in nächster Nachbarschaft der Gefässbündel [2]), ferner in dem Marke und dem secundären Rindenparenchym vieler dicotyledoner Holzgewächse. Für zahlreiche Beispiele verweise ich auf de Bary's Vergleichende Anatomie [3]) und die dort citirte Speziallitteratur.

Es würde mich viel zu weit führen, wollte ich hier in eine detaillirte Behandlung dieses allgemeinsten Vorkommnisses des kleesauren Kalkes treten. Ich beschränke mich daher auf die Besprechung des Umstandes, dass bei zahlreichen Pflanzen eine mehr oder weniger ausgesprochene Neigung beobachtet wird, die Krystallschläuche nicht ohne jede Ordnung im Parenchym zerstreut

1) Bot. Zeitung, 1871, S. 509, Taf. VI.
2) de Bary, Vergleichende Anatomie, S. 148.
3) S. 145, 149, 150, 419, 544, 546.

auszubilden, sondern sie auf dem Längsschnitt in Reihen zu stellen, während der Querschnitt eine anscheinend regellose Vertheilung zeigt. Ich hebe dieses deshalb hervor, weil auch in der Ausbildung dieser Längsreihen das Streben erkannt werden kann, die Beeinträchtigung des Säfteaustausches durch die Krystalle auf ein möglichst geringes Maass herabzudrücken. Denn man findet diese Längsreihen vorwiegend im cylindrischen, oder doch in einer Richtung stark gestreckten Organen, wie Stengeln, Blattstielen und den Blättern mancher Monocotylen. Es ist nun einleuchtend, dass die Wanderung der Stoffe in solchen Organen gleichfalls vorwiegend in der Längsrichtung stattfinden wird, und dass also jede Unterbrechung einer Längsreihe lebenskräftiger Parenchymzellen durch eine todte Krystallzelle störend auf die Stoffwanderung einwirken muss, während dagegen die Anhäufung aller todten Zellen in einzelne Längsreihen den Schaden möglichst gering machen wird. In Längsreihen findet man z. B. die Krystalldrusen im Blattstiele von *Begonia* geordnet; in der secundären Rinde der Holzgewächse kommen die Drusen „entweder und zwar gewöhnlich in Längsreihen vor, oder sie finden sich in den Rindenmarkstrahlen" 1). „Die Längsreihen liegen entweder einzeln im Gewebe oder in zwei und mehreren versammelt; manchmal bilden sie sogar breite, zwischen den Rindenmarkstrahlen ausgespannte Binden, wie dies der Gattung *Ribes* eigenthümlich ist. Auch einzelne Krystalle liegen im Parenchym der Rinde häufig in Längsreihen (*Pomaceen, Acer, Hamamelis*)" 2). Bei den Monocotylen liegen die Raphidenschläuche bekanntlich häufig gleichfalls in Längsreihen, deren Zellen sich nach Hanstein 3) in manchen Fällen durch Resorption der Querwände zu continuirlichen Röhren, den sogenannten Schlauchgefässen, vereinigen, nach de Bary 4) aber stets getrennt bleiben (z. B. in Stengeln und Blättern von *Commelineen*, in *Palmen*stämmen, in Stengeln, Blättern und Zwiebelschuppen vieler *Amaryllideen*, seltener auch bei den *Liliaceen*).

Wo grosse, luftführende Intercellularräume vorhanden sind, werden die Krystallschläuche bei mehreren Arten vorwiegend an deren Grenzen, und in sie hineinragend gefunden, z. B. *Aroideen*,

---

1) Sanio, Monatsber. d. K. Akad. d. Wiss., Berlin 1857, S. 262.
2) Sanio, a. a. O. S. 260.
3) Hanstein, Die Milchsaftgefässe.
4) de Bary, Vergleichende Anatomie, S. 146.

Pistia [1]). Bei *Myriophyllum* findet man an den Grenzen der Luftgänge häufig zahlreiche Krystalldrusen von Kalkoxalat, welche auf dem ersten Blick frei in der Lufthöhle der Wand anzuliegen scheinen, bei genauer Untersuchung aber in besonderen, dünnwandigen Zellen liegen, welche von der Wand aus völlig in die Höhle hineinragen, und also gänzlich aus der Bahn der im Stengel circulirenden Stoffe hinausgeschoben sind. Hierher möchte ich auch die eigenthümlichen verzweigten Zellen mit warzigen Oberflächen in den Luftkanälen der *Nymphaeaceen* rechnen, welche, nach Mohl [2]), in jeder Warze ein kleines Körnchen von Kalkoxalat tragen, und sich also als Ablagerungsorte dieses Salzes kennzeichnen. Da aber die Körnchen hier in der Wand und nicht in der Zellhöhlung liegen, kann man diese Zellen vielleicht auch als eine Verbindung unseres vierten mit dem jetzt besprochenen Falle auffassen.

Zuletzt kommen wir zu den Krystallscheiden der Bastbündel, als dem höchst entwickelten Fall der Ausscheidung des kleesauren Kalkes. Am ausführlichsten sind diese von Sanio für die Rinde dicotyler Holzgewächse beschrieben [3]). Auf Längsschnitten beobachtete dieser Forscher, dass die Krystalle „in cuboidischen Zellen vorkommen, welche manchmal wie ein Netzwerk die Bastbündel umstricken; macerirt man aber den betreffenden Pflanzentheil mit chlorsaurem Kali und Salpetersäure und isolirt die Zellen, so erfährt man, dass jene cuboidischen Zellen kein für sich abgeschlossenes Ganze bilden, sondern blos Tochterzellen einer grössern, bastähnlichen Zelle sind. So auffällig dies nun anfangs erscheint, so leicht erklärt es sich, wenn man die Entstehungsweise der secundären Rinde näher betrachtet. Das Cambium der Gefässbündel besteht aus Zellen, welche in ihrer Länge ungefähr den Holzzellen entsprechen. Von den durch tangentiale Theilung aus je einer Cambiumzelle entstandenen zwei Tochterzellen theilt sich entweder die äussere, die innere wird dann zur Holzzelle oder Gefässzelle, oder es theilt sich die innere, die äussere wird dann zur Rindenzelle. Theilt sich dieselbe nicht weiter, verdickt sie sich vielmehr beträchtlich, so wird sie zur Bastzelle, bleibt sie dagegen dünnwandig, nehmen aber die Wandstücke, welche an die nächst oberen und unteren Zellen anstossen, die von Mohl so gründlich

1) de Bary, a. a. O. S. 148.
2) Vergl. de Bary, Vergleichende Anatomie, S. 231.
3) Sanio, a. a. O. S. 261.

beschriebene Gitterform an, so wird sie zur Gitterzelle; theilt sie sich ferner weiter in cylindrische Zellen, so entsteht das gewöhnliche Rindenparenchym, theilt sie sich in kurze Zellen, so erhalten wir die beschriebenen krystallführenden Zellen."

Diese cuboidischen und ihrer Entstehungsweise entsprechend in Längsreihen geordneten Krystallzellen sind nun, wo sie vorkommen, auf die Umgebung der Bastbündel beschränkt, sie bilden, so zu sagen, die äusserste Zellenschichte dieser Bündel. Zahlreiche Holzarten führen in der Rinde entweder nur in diesen Zellen Kalkoxalat, oder sie enthalten diese Verbindung theils in den Zellen der Krystallscheide und zum Theil auch in besonderen Krystallschläuchen des Rindenparenchyms. 1)

Die Krystallscheide kommt nicht nur den Bastbündeln in der Rinde vieler Holzgewächse zu, sondern sie wird auch bei manchen Pflanzen und Organen ohne sekundäres Dickenwachsthum beobachtet. Als Beispiel für die Dicotylen führe ich den rothen *Klee* an. 2) Hier bildet die Scheide eine einzellige Lage, welche den beiden Bastbündeln des Gefässbündels auf der Aussenseite dicht anliegt und sie vom umgebenden Parenchym trennt. Gewöhnlich erstreckt sie sich seitwärts nicht so weit, dass sie eine völlige Trennung zwischen den Fasern und den grünen Zellen darstellt, sondern bedeckt nur eben den Rücken des Faserstranges. Ihre Zellen sind länglich sechseckig und schliessen ohne Intercellularräume an einander. Sie sind farblos und dünnwandig und enthalten im ausgewachsenen Blatte je einen meist schön ausgebildeten Krystall von oxalsaurem Kalk. Diese Scheide überzieht die Ober- und Unterseite aller Nerven des Blattes, auch der feineren anastomosirenden Verzweigungen. In den Blattstielen 3) ist das Bastbündel auf der Innenseite des Gefässbündels meist nur sehr wenig entwickelt und auch die Krystallscheide fehlt hier durchweg, während sie auf der Aussenseite sehr deutlich ausgeprägt ist. In den Stengeln bedeckt die Krystallscheide dagegen wieder die Aussen- und Innenseite der Fibrovasalstränge. 4)

Auch bei den übrigen Gruppen der Gefässpflanzen kommen Bastbündel (Sclerenchymstränge) mit einer Krystallscheide vor. Die Scheide hat hier die nämlichen Eigenschaften wie in den be-

---

1) Vergl. für die Beispiele die Tabelle bei Sanio, a. a. O. S. 270.
2) *Opera III*, S. 104.
3) a. a. O, S. 903.
4) a. a. O. S. 920.

schriebenen Fällen; sie besteht aus einer einzigen Lage von gekammerten Fasern, welche in jeder Kammer einen einzigen, meist wohl ausgebildeten Krystall von oxalsaurem Kalk führen. Als Beispiele nenne ich unter den Monocotyledonen die Blätter vieler *Orchideen,* [1]) die freien Sclerenchymbündel im Rindenparenchym der Wurzeln der *Pandaneen,* [2]) unter den Gymnospermen die Fibrovasalstränge in den Petiolis von *Cycas revoluta* [3]), und unter den Gefässkryptogamen die *Cyatheaceen.* [4]) Doch scheinen die Krystallscheiden, ausser bei den Dicotyledonen, ziemlich selten zu sein.

Es ist von Sanio [5]) die Bemerkung gemacht worden, dass es für die krystallisirten Ablagerungen in der Reihe dicotyledoner Holzgewächse eine sehr in die Augen springende Thatsache sei, „dass der oxalsaure Kalk vorzüglich in der Umgebung stark verdickter Zellen, also in Begleitung einer reichlichen Cellulosebildung vorkommt." Ich führe hier diesen Satz an, weil er auch von anderen Autoren bei der Besprechung der Rolle des oxalsauren Kalks mehrfach zitirt worden ist. Von dem oben erörterten Gesichtspunkte ist dieser Satz keineswegs so aufzufassen, dass zwischen der Entstehung des oxalsauren Kalks und der Bildung von Cellulose eine Beziehung bestehen sollte, sondern so, dass die dickwandigen Zellen in der Regel sich nicht mehr am Stoffwechsel betheiligen, und dass ihre Nähe also den geeignetsten Ort für die Ablagerung des Kalkoxalates bildet [6]).

§ 6. *Die Beschaffenheit der Kalk-führenden Zellen.*

In dem vorigen Paragraphen habe ich mitgetheilt, dass die Zellen, deren einzige Funktion in der Ablagerung des oxalsauren Kalkes liegt, sterben, nachdem ihre Einschlüsse die endgültige Grösse erreicht haben. Ich will jetzt diesen Satz etwas näher beleuchten.

---

1) Brefeld in Pringsh. Jahrbücher, XII, 1880, Heft II, S. 157.

2) Treub, Verslagen en Mededeelingen d. K. Akad. van Wet. 2. Reeks, XI, (1877, S. 8 u. 11).

3) Vergl. die Abbildung bei de Bary, Vergleichende Anatomie, S. 349.

4) Nach Mettenius; vergl. de Bary, a. a. O. S. 135.

5) Sanio, a. a. O. S. 271.

6) Zu erwähnen ist hier noch das ganz allgemeine Vorkommen von oxalsaurem Kalk in der unmittelbaren Nähe von Steinzellennestern in der Rinde; vergl. Sanio, a. a. O. S. 260.

Die Krystallschläuche sind stets dünnwandige Zellen, welche in ihrer Jugend ein Protoplasma führen. Die Krystalle entstehen hierin und bleiben lange Zeit, jedenfalls so lange sie noch wachsen, von einer Hülle von Protoplasma eng umschlossen [1]). Die Krystalldrusen sind stets einem organischen Kern aufgelagert, den man häufig ohne Weiteres durchscheinen sieht, wo dies nicht der Fall ist, kann man ihn leicht darstellen, wenn man die Umhüllung von oxalsaurem Kalk mit Salzsäure auflöst und ihn mit Chlorzinkjod gelb färbt [2]).

In den Zellen der Krystallscheide vieler Holzgewächse (*Salix, Populus, Celtis, Fagus* u. A.) sind die Krystalle in der Jugend gleichfalls von einer Protoplasmaschicht umgeben, welche aber später Cellulose abscheidet, und so den Krystall in eine dicke Hülle kleidet, welche nahezu die ganze Höhlung der Zelle einnimmt, und auf der einen Seite mit der Zellhaut verwächst [3]). Später verschwindet das Protoplasma und in dem engen Raum der Zelle findet man dann nur noch Wasser [4]) oder Luft [5]).

Auch die übrigen Krystallschläuche führen später kein Protoplasma mehr und sind also auch als todt zu betrachten [6]).

Die Raphidenbündel liegen anfangs im Protoplasma, im fertigen Zustand sind sie wohl immer, wenigstens in allen genauer untersuchten Fällen, von einer oft ziemlich dicken Lage eines homogenen glashellen Schleimes umschlossen, welcher den ganzen übrigen Raum der Zelle einnimmt; das Protoplasma ist dann verschwunden. Der Schleim verhält sich gegen Reagentien wie arabisches Gummi (*Convallaria*) [7]). Dieser Schleim verursacht das bekannte Platzen der Krystallschläuche, wenn man sie in Wasser bringt (z. B. bei den *Aroideen*). Aehnlichen Schleim enthalten Hanstein's raphidenführende „Schlauchgefässe".

Die mit kohlensaurem Kalk inkrustirten Cystolithen pflegen die Zelle, in der sie liegen, nahezu ganz anzufüllen, ob der schmale ringsherum übrigbleibende Raum in der älteren Zelle noch Protoplasma führt, scheint bis jetzt nicht untersucht zu sein.

---

1) Hofmeister, Die Pflanzenzelle S. 393.
2) Sanio, a. a. 258.
3) Pfitzer, Flora 1872. S. 132.
4) De Bary, vergl. Anatomie. S. 148.
5) Sanio, a. a. O. S. 259.
6) Sanio, a. a. O. S. 259.
7) Hilger, Pringsheim's Jahrb. VI. S. 286 und de Bary, a. a. O. S. 156.

§ 7. *Ueber die Uebereinstimmung zwischen den Ablagerungen des Kalks und der Kieselsäure.*

Seitdem man weiss, dass die Kieselsäure für das Leben der höheren Pflanzen gar nicht nothwendig ist und dass *Mais*pflanzen sich in Wasser-Kulturen ohne diese Verbindung in jeder Hinsicht ebensogut entwickeln als auf einem Boden, aus welchem sie viel davon aufnehmen 1), wird die Kieselsäure allgemein als ein Stoff betrachtet, den die Pflanzen den Diffusiongesetzen zufolge aufnehmen und an bestimmten Stellen in ihren Organen in fester Form wieder ablagern.

Es schien mir daher sehr wichtig, zu untersuchen, inwiefern zwischen den Ablagerungen des Kalkes und der Kieselsäure in anatomischer Hinsicht eine Uebereinstimmung gefunden wird. Als ich von diesem Gesichtspunkte aus die einschlägige Literatur studirte, war ich sehr überrascht, eine fast vollständige Uebereinstimmung zu finden, und zwar nicht nur in den allgemeinen Regeln, welche die Vertheilung beider Substanzen beherrschen, sondern in vielen Fällen auch in den einzelnen Zellen, welche den Ablagerungen diene. Denn es ergab sich, dass zahlreiche Krystallschläuche, welche im Vorhergehenden als nur Kalkoxalat ausscheidend betrachtet worden sind, auch grössere oder kleinere Mengen Kieselsäure enthielten.

Bevor ich jedoch auf die Bedeutung dieser Uebereinstimmung näher eingehe, will ich die wichtigsten, hierher gehörigen Thatsachen in gedrängter Uebersicht zusammenstellen.

In erster Linie betrachten wir die Epidermis. Wir haben oben gesehen, dass diese bei manchen Pflanzen, in oder auf ihren Zellen kohlensauren Kalk trägt, während der äusseren Zellhaut bei wieder anderen Gattungen oxalsaurer Kalk eingelagert ist. Sind auch diese Fälle nicht gerade zahlreich, ihre Bedeutung ist dagegen um so leichter einzusehen. Sehr häufig ist die Epidermis von Blättern verkieselt, und zwar beschränkt sich die Kieselsäure, ebenso wie die Kalksalze, auf die Aussenwand und die angrenzenden Partien der Seitenwand, während die Innenwand in der Regel frei bleibt 2). Eine zarte, dünne verkieselte Schicht fand Mohl u. A. bei *Castanea*, eine dünne aber feste bei *Pteris* und vielen *Gräsern*. Dicker und bedeutend fester ist sie bei *Equiseten*, *Calamus*

---

1) Sachs, Experimental-Physiologie. S. 150.

2) Dieses und das folgende nach Mohl, Bot. Ztg. 61 S. 325 ff.

und manchen *Urticaceen* (*Ulmus, Celtis*), ferner bei *Rubia, Deutzia* u. A. In der Regel ist dabei die Oberhaut der Oberseite stärker verkieselt als die der Unterseite. Wo die Epidermis behaart ist, beschränkt sich die Einlagerung der Kieselerde nicht selten auf die Haare (*Ficus Joannis, Urtica excelsa*); dieses erinnert an die kohlensauren Kalk führenden Haare mancher *Cruciferen*. Oder es sind doch die Haare stärker verkieselt als die übrige Epidermis (*Deutzia*) oder rings um die Haare finden sich runde verkieselte Scheiben während die übrige Epidermis keine oder nur sehr wenig Kieselsäure enthält; es erscheinen diese Stellen im trockenen Blatte dann als weisse Knötchen (*Helianthus tuberosus*). Bei der Mehrzahl der Blätter und wohl allen Stämmen mit verkieselter Epidermis (z. B. *Equisetum*) beschränkt sich die Verkieselung auf die Oberhaut.

In zweiter Linie betrachten wir eine Reihe besonderer Zellen, welche gleichzeitig Kalk und Kieselsäure führen. In den Zellen der Kieselscheiben mancher *Boragineen* und einiger *Compositen* erkennt man einen ebenfalls verkieselten, kugeligen oder eiförmigen, aus Zellstoff bestehenden geschichteten Körper, der die Zelle etwa zur Hälfte oder bis zu zwei Dritttheilen ausfüllt und immer an der gegen die Mitte der Scheibe gerichteten Wand liegt. Dieser Körper ist sowohl mit Kieselsäure als mit kohlensaurem Kalk inkrustirt (*Ulmus, Cerinthe, Helianthus*) [1]. Ebenfalls führen die Cystolithen, neben dem Kalksalze auch noch Kieselsäure, welche hier überdies häufig noch in der ganzen Wand der den Cystolith enthaltenden Zelle abgelagert ist (*Ficus, Morus, Celtis, Parietaria*) [2]. Die Raphiden der Aroideen, welche selbst aus oxalsaurem Kalk bestehen, haben je eine dünne mit Kieselsäure durchzogene Hüllhaut [3].

In dritter Linie wollen wir die Zellen der Krystallscheiden mit den Deckzellen oder Stegmata von Mettenius vergleichen. In anatomischer Hinsicht sind sie durchaus gleichwerthig: beide überziehen in einer einzelligen Schicht die Bastbündel und beide entstehen in derselben Weise, durch wiederholte Quertheilung langer, faserähnlicher Zellen. In der Regel ist die dem Faserstrange zugekehrte Seite der Wand der Deckzellen stark verdickt, und findet sich hier eine bedeutende Menge von Kieselsäure abgelagert, während die Krystallscheiden-Zellen, wie oben bereits bespro-

1) Mohl, a. a. O. S. 229.
2) Mohl, a. a. O. S. 229.
3) Hofmeister, Pflanzenzelle S. 393.

chen, je einen Krystall von oxalsaurem Kalk führen. Und während die Krystallscheiden ihre grösste Verbreitung unter den Dicotylen haben, kommen die Kieselscheiden, wie man die Lagen der Stegmata nennen könnte, vorwiegend bei den Farnen [1]) und Monocotylen (*Orchideen*, *Palmen*, *Maranta Arundinaria*) vor [2]). Doch kommen unter den Farnen bei den *Cyatheaceen* [3]), unter den Monocotylen in den Wurzeln der *Pandaneen* [4]) und den Blättern der *Orchideen* [5]) echte Krystallscheiden vor. Für die letztere Familie, in welcher viele Gattungen Stegmata führen, hat bereits Pfitzer [6]) die Analogie zwischen diesen Gebilden und den Zellen der Krystallscheide hervorgehoben. Es würde mich zu weit führen, die Uebereinstimmung in Bau und Entwickelungsweise und in der Ablagerung des festen Productes bei den Zellen der Krystallscheide und den Stegmata in Einzelheiten zu beschreiben, zumal weil diese Beschreibung für die ersteren bereits im Vorhergehenden enthalten ist. Für die Stegmata findet man das Wichtigste bei Rosanoff: Ueber Kieselsäure-Ablagerungen in einigen Pflanzen, Bot. Ztg. 1871. S. 749.

Schliesslich ist noch zu erwähnen, dass in den Blättern mehrerer Pflanzen auch die Gefässbündel, und in einigen Fällen auch die Zellhäute des Mesophylls verkieselt sind. [7]) Es zeigt dies eine Uebereinstimmung mit dem bekannten, häufigen Vorkommen von Calcium in den Zellhäuten, welches ich auch als Ablagerungsform betrachte und welches durch den Gehalt der Aschenskelette an kohlensaurem Kalk angezeigt wird. Da aber diese Ablagerung des Calciums, obgleich vielleicht für das Pflanzenleben häufig noch wichtiger als die der oft besprochenen Kalksalze, noch fast gar nicht untersucht worden ist, wollen wir hier nicht näher darauf eingehen.

Es ist vielleicht von Interesse, hier hervor zu heben, dass das Periderm, trotz seiner physiologischen Gleichartigkeit mit der Oberhaut, doch fast nie Kieselsäure enthält. [8]) Ebensowenig enthält es oxalsauren oder kohlensauren Kalk.

---

1) Nach Mettenius, vergl. de Bary vergl. Anatomie. S. 135.
2) Rosanoff, Bot. Ztg. 1871. S. 749.
3) De Bary, a. a. O. S. 135.
4) Treub, Verslagen en Mededeel. 2. Reeks. XI. S. 11.
5) Brefeld, Pringsheim's Jahrb. XII. S. 157.
6) Pfitzer, Flora. 1872. S. 247.
7) Mohl, a. a. O. S. 228.
8) Mohl, a. a. O. S. 229.

Ueberblicken wir jetzt die Orte der Ablagerungen des Kalkes und der Kieselsäure, so dürfen wir sagen, dass sie, anatomisch betrachtet, im Allgemeinen dieselben sind, und zwar finden sich der Kalk und die Kieselsäure entweder gleichzeitig in derselben Zelle, oder sie vertreten einander bei verschiedenen, grösseren oder kleineren Gruppen des Gewächsreiches in denselben Zellen und Geweben. Und aus der eingehenden Betrachtung der mitgetheilten Fälle wird man leicht die Ueberzeugung gewinnen, dass die Regel, welche wir in § 5 für die anatomische Vertheilung des oxalsauren Kalkes aufstellten, auch für die übrigen Kalkablagerungen und für die Kieselsäure gilt. Alle diese Stoffe sind also dem Stoffwechsel möglichst entzogen, und vorzugsweise an solchen Stellen abgelagert, wo sie den Säfteaustausch in den Organen am wenigsten beeinträchtigen.

Abtheilung III.

Physiologische Betrachtung der Kalkablagerungen.

§ 8. *Ueber die allmählige Anhäufung des Kalkes.*

Es ist bekannt, dass der Gehalt der Blätter an Kalk während ihres ganzen Lebens, sowohl während der Wachsthumsperiode, als auch im erwachsenen Zustande, fortwährend zunimmt.[1] Dasselbe gilt von der Kieselsäure.[2] Alle übrigen anorganischen Stoffe verhalten sich in dieser Beziehung anders, sie werden in der letzten Periode des Lebens, mitsammt den vorhandenen organischen Nährstoffen, nahezu vollständig aus dem Blatte herausgezogen und in den Stengel und dessen Aeste, häufig aus diesen sogar in die Wurzeln, übergeführt. Es geschieht dieses kurze Zeit bevor das Blatt abfällt oder vertrocknet. Die Bedeutung dieser Erscheinung ist, soviel mir bekannt, von allen Forschern einstimmig so aufgefasst, dass der Kalk und die Kieselsäure für das Leben weiter keinen Nutzen haben und deshalb mit dem leeren Zellengerüste

---

1) Vergl. die bekannten Analysen des Buchenblattes von Dr. Zöller in Liebig's Chemie, Agrikultur und Physiologie. 8. Aufl. II. S. 366. Eine übersichtliche Zusammenstellung der Literatur findet man bei van der Ploeg: De oxalzure Kalk in de planten. S. 9.

2) Liebig, a. a. O.; Saussure, Recherches chimiques, S. 299, und Mohl, Bot. Ztg. 1861, S. 219.

abgestossen werden, während die übrigen, löslichen Stoffe (und wohl auch der lösliche Theil des Kalkes) mit den organischen Reservestoffen zum Dienste späterer Neubildungen zeitweilig in der Pflanze aufgespeichert werden.

In wie weit sich die verschiedenen Formen der Kalkablagerungen an dieser allmähligen Anhäufung betheiligen, lässt sich gegenwärtig noch nicht allgemein feststellen. Es finden sich in der Literatur nur eine ziemlich kleine Anzahl von Angaben über die Zunahme des oxalsauren Kalkes in den Krystallschläuchen. Ich fand darüber Folgendes:

In seinem Neuen System der Pflanzen-Physiologie (I. S. 217) sagt Meyen: „Dergleichen succulente Pflanzen, als *Aloë*-, *Agave*- und *Cactus*-Arten zeigen in den Zellen alter Individuen eine überaus grosse Menge von Krystallen, während ganz junge Exemplare davon oftmals gar keine zeigen. Auch kann man, wie ich glaube, erkennen, dass die einmal im Inneren der Zellen gebildeten Krystalle mit zunehmendem Alter der Pflanze allmählig immer grösser werden; dieses kann natürlich nur mit einem Grösserwerden der Zellen selbst begleitet sein. Daher findet man denn auch in ganz alten *Cactus*- und *Agave*-Arten ganz ausserordentlich grosse Krystalle."

Dagegen scheint die Ablagerung der Raphiden vorwiegend in die früheste Jugend der Organe zu fallen, und mit dem Erreichen des ausgewachsenen Zustandes vollständig aufzuhören. Hanstein sagt darüber, bezüglich der Raphiden der *Amaryllideen* [1]), dass die Krystallschläuche der kaum aus dem Urparenchym hervorgegangenen Blätter oft völlig mit Nadeln gefüllt sind. Indem die Blätter sich dann strecken, scheinen sich die Raphiden weder zu vermehren noch merklich zu vergrössern; somit zerstreuen sie sich in den vielmal länger gewordenen Schläuchen oder bleiben an einem Orte derselben angehäuft liegen, das Uebrige leer lassend." In den Zwiebeln dagegen fahren die Raphidenzellen längere Zeit fort sich zu entwickeln und zu vergrössern. Aus diesem Grunde und wegen der geringen Streckung liegen die Raphiden hier in ihren Schläuchen später in gewaltiger Menge, und füllen sie sie fast ganz aus. Genaue Zählungen und Messungen der Raphidenzellen und ihrer Nadeln in den Blättern der Knospen wachsender

---

1) Hanstein, Die Milchsaftgefässe. S. 38.

Sprosse von *Polygonatum anceps* führten Hilgers [1]) zu der Ueberzeugung, dass die Krystalle in den jüngsten Knospenblättern die kleinsten sind, dass sie von da ab in den aufeinanderfolgenden Knospenblättern immer grösser werden und in den älteren Knospenblättern schon als ausgewachsen zu betrachten sind, und dass selbst in Pflanzentheilen, welche den anderen mehrere Jahre an Alter vor sind, doch keine absolute Zunahme, weder an Zahl noch an Grösse wahrnehmbar ist. Auch bei *Iris*-Arten fand Hilgers diese Ergebnisse bestätigt; hier sah er auch, dass in den Wurzeln [2]) die Krystalle dicht unter der Haube entstehen, und in einer Entfernung von 4 mm bereits ausgewachsen sind.

Die grossen schönen Krystalle in den Blättern von *Citrus*, welche von Pfitzer beschrieben worden, und wegen ihrer später mit der Zellhaut verwachsenden Zellstoffhülle interessant sind, entstehen dagegen erst ziemlich spät [3]). Erst in Blättern, die etwa 3 cm Länge erreicht haben, treten im Protoplasma ganz spärlich winzige, im polarisirten Licht aufleuchtende Punkte auf. Die eigentliche, massenhafte Entwickelung der später in sehr grosser Menge vorhandenen Krystalle geschieht erst, wenn das Blatt sein Flächenwachsthum nahezu vollendet hat. Während dann später die Blätter nur noch in die Dicke wachsen, nehmen die Krystalle gleichzeitig erheblich an Umfang zu. Bald darauf fängt aber ihre Umhüllung mit einer Celluloseschicht an, und von diesem Augenblicke an sind die Krystalle als ausgewachsen zu betrachten.

Beim rothen *Klee* fand ich in den jüngsten Blattanlagen noch keine Krystalle; bald darauf traten diese in den Krystallscheiden auf, und nahmen mit zunehmendem Alter fortwährend an Menge zu, auch nachdem die Blätter bereits längst ausgewachsen waren. [4]) In den Blättern, welche erst vor Kurzem ihre Streckung beendet haben, findet man nicht selten an vielen Stellen die Zellen der Krystallscheide noch leer. [5]) Die folgenden Angaben enthalten darüber noch weitere Einzelheiten. [6]) In jungen Blättern, deren Spreiten erst 8 mm lang und noch ganz von den Nebenblättern des nächstfolgenden Blattes umschlossen, aber bereits vollständig grün waren, konnte ich keine Spur von oxalsaurem Kalk

1) Hilgers in Pringh. Jahrbücher, VI, S. 290.
2) a. a. O. S. 294.
3) Pfitzer, Flora 1872, S. 118.
4) *Opera III*, S. 122.
5) *Opera III*, S. 104.
6) *Opera III*, S. 124.

nachweisen. Erst nachdem das Blatt aus seiner Umhüllung hervorgewachsen war, fand sich dieses Salz in seinem Gewebe, aber nur noch an den Enden der sekundären Nerven, als kleine Kryställchen, welche an Grösse und Zahl gegen den mittleren Theil des Blattes rasch abnahmen. Von dieser Zeit an nahm sowohl die Zahl wie auch die Grösse der Krystalle allmählig zu; als das Blatt sein Wachsthum beendet hatte, waren die Seitennerven bereits überall mit Krystallen bedeckt, doch waren in den Krystallscheiden noch sehr viele zerstreute, leere Zellen sichtbar. Auch diese füllen sich später, und während des ausgewachsenen Zustandes beruht die Zunahme des Gehalts an oxalsaurem Kalk mehr auf dem Wachsthum der bestehenden als auf der Bildung neuer Krystalle.

Nach diesen Angaben kann die Ablagerung des oxalsauren Kalkes sowohl auf die Zeit der Entwickelung und des Wachsthums beschränkt sein (*Citrus*, Raphiden), als auch während des ausgewachsenen Zustandes noch fortdauern (*Aloë*, *Agave*, *Trifolium*). Es wäre sehr wichtig in dieser Hinsicht auch audere Pflanzen zu untersuchen, und zumal auch durch makrochemische Analysen genau den Zeitpunkt festzustellen, in welchem in den einzelnen Fällen die Ausscheidung des Kalkoxalates aufhört. Es ist keineswegs unmöglich, dass die Ablagerung des Kalkes in fester Form, in den Zellmembranen, in vielen Fällen noch lange Zeit fortdauert, nachdem die Ausscheidung des Oxalats bereits aufgehört hat.

Der oxalsaure Kalk wird in den Blättern nicht gelöst, wenn diese abfallen werden oder anfangen zu vertrocknen, und während alle löslichen Bestandtheile aus dem Blatte weggeführt werden. Aus diesem Grunde wird er mit Recht als Auswurfstoff betrachtet. Dazu kommt, dass er vorwiegend in solchen Organen angehäuft wird, welche eher oder später abgestossen werden, was die Ansicht rechtfertigt, dass die Pflanze sich durch ihn von überflüssigen und vielleicht schädlichen Stoffen zu befreien sucht. So findet man ihn bei Monocotyledonen besonders häufig in den Blüthenstielen, bei den *Aroideen* in ausserordentlicher Menge in der Spatha. [1] Beim *Rothklee*, dessen Stengel und Blätter jährlich absterben, während die unterirdischen Theile perenniren, füllt er in ersteren Organen überall die Zellen der Krystallscheide, während er in der Wurzel

1) Meyen, Neues System, I, S. 217.

ganz oder nahezu ganz fehlt. 1) In Blättern und einjährigen Trieben ist er im Allgemeinen viel häufiger als in mehrjährigen Trieben und Wurzeln; in den Stämmen und deren Zweigen liegt er seltner im Holz, 2) sehr allgemein und in ansehnlicher Menge dagegen in der Rinde. Umgekehrt findet man in Samen stets sehr wenig Kalkoxalat.

Die Regel, dass der oxalsaure Kalk, nachdem er einmal ausgeschieden ist, nie wieder gelöst wird, erleidet einige, wenn auch nicht gerade zahlreiche Ausnahmen. Sorauer 3) fand, dass wachsende Kartoffelknollen nicht unerhebliche Mengen Kalkoxalat in besonderen Zellen ihres Gewebes, den sogenannten Körnchenschläuchen, ablagern, dieses aber zur Zeit der Reife wieder vollständig lösen. Ich hatte die Gelegenheit diese Angabe zu bestätigen, und zu beobachten, dass die Lösung auch nach dem Abtrennen der reifen Knollen von den Mutterpflanzen stattfinden kann, dass dabei also an ein Zurückführen in die später absterbenden Theile nicht gedacht werden kann. 4) Der Kalk bleibt in der Knolle in Lösung. Während der Keimung werden dann wieder reichliche Mengen von Kalkoxalat im Gewebe der Knolle abgesetzt. In den Knollen von *Orchis majalis* enthalten die Krystallschläuche je eine Druse von oxalsaurem Kalk, welche anfangs im Protoplasma eingebettet liegt, später aber, nachdem dieses verschwunden, nur noch von einem dicken Schleime umhüllt ist; hier lösen sich, sobald die Zellen ihr Wachsthum abgeschlossen haben, wenigstens im Innern der Knolle die Krystalle wieder langsam auf, während in den peripherischen Theilen sich die Krystalldrusen bis zum nächsten Frühjahr erhalten. 5) Aus dem Blatte der *Vicia Faba* verschwindet der kleesaure Kalk, wenn die Frucht reift. 6)

§ 9. *Ueber den Ort der Entstehung des oxalsauren Kalkes.*

Als einer besonderen Form der Holzner'schen Theorie begegnet man gelegentlich der Ansicht, dass die Oxalsäure grade an denjenigen Stellen entstehe, wo wir sie in Verbindung mit Kalk abgelagert finden, dass sie sich hier sogleich bei ihrer Entstehung mit der Basis der durch Diffusion herzuströmenden phosphorsauren

---

1) *Opera III*, S. 142.
2) Sanio, a. a. O. S. 262, Note.
3) Sorauer, Annalen d. preuss. Landwirthschaft, Bd. III, 1869, S. 156 ff.
4) *Opera III*, S. 328.
5) Frank in Pringsh. Jahrb., Bd. V, S. 181.
6) van der Ploeg, De oxalzure Kalk, S. 22.

und schwefelsauren Kalksalze verbinde, und so diese beiden Säuren frei mache, welche sich dann in diesem Zustande nach der Bildungsstätte des Eiweisses bewegen sollen. Als Stütze für diese Meinung wird angeführt, dass der kleesaure Kalk im Zellsafte völlig unlöslich sei, und also im Augenblicke seiner Entstehung in fester Form ausgeschieden werden müsse.

Gegen diese Ansicht lassen sich nach meiner Meinung schwerwiegende Bedenken anführen, welche alle vielmehr für die ältere, schon von Schleiden und Mohl ausgesprochene Ansicht sprechen, dass die Oxalsäure überall beim Stoffwechsel entstehe und sich mit Kalk verbinde, während das dadurch entstandene Salz durch Diffusion den Ablagerungsstätten zuströme.

In erster Linie spricht hierfür die Beschaffenheit der Krystallschläuche selbst. Diese führen, auch in ihrer Jugend, nie erhebliche Mengen organischer Einschlüsse, zumal wurden Stärke und Zucker, welche doch als Bildungsmaterial der Pflanzensäuren betrachtet werden müssen, darin nicht nachgewiesen. Auch ist ihr Protoplasma offenbar nur sehr wenig aktiv, und für einen kräftigen Stoffwechsel nicht eingerichtet. Auch die Lage der Krystallscheide auf der Grenze der Bastbündel, also in Begleitung von früh aus dem Säfteaustausch ausgeschiedenen Zellen, spricht eher für eine sehr schwache, sich auf die Ablagerung fertig angeführter Stoffe beschränkender Thätigkeit, als für eine kräftige Neubildung eigener Produkte.

Ein sehr wichtiges Argument geben die in den Zellhäuten abgelagerten Krystalle ab. Dieses wurde schon von Pfitzer hervorgehoben, welcher besonders nachwies, dass in der Rinde von *Biota* die Krystalle in einer Mittellamelle der zwei Zellen gemeinsamen Membran liegen, welche letztere am Ort der Entstehung der ersteren schon eine ziemliche Dicke hat, dass also die Krystalle in der Membran selbst ausgebildet werden müssen, weil derjenige Theil der Zellhaut, in welchem die Krystalle auftreten, gar nicht mehr mit dem Protoplasma in Berührung steht. Ebenso entstehen die Krystalle in den Zellhäuten der Wurzeln von *Juniperus virginiana* ohne Berührung mit dem Protoplasma. „Jedenfalls müssen wir in diesem Falle annehmen, dass die Moleküle des oxalsauren Kalks in Form einer Lösung in Wasser vertheilt zwischen den Zellstoffmolekülen hindurch an den Ort der krystallinischen Bildungen gebracht werden und sich hier zu Krystallen vereinigen.” [1]

Pfitzer, Flora 1872, S. 101, 102.

Den schönsten Beweis liefern aber die Pilze und Flechten, bei welchen der oxalsaure Kalk ausserhalb der Zellen krystallisirt. [1]) Hier ist es ganz klar, dass er in den Zellen entstanden und in fertiger Form in gelöstem Zustande durch die Haut hindurchgegangen sein muss, um auf deren Oberfläche heraus zu krystallisiren. Denn dass die Oxalsäure ausserhalb der Zellen entstehen sollte, wird doch wohl Niemand annehmen.

Führen uns diese Thatsachen unzweideutig auf die Annahme, dass der oxalsaure Kalk im Zellsafte löslich sei, so steht dieser Auffassung von chemischer Seite Nichts im Wege. Denn ein Ueberschuss von Oxalsäure ist im Stande geringe Mengen des Kalksalzes zu lösen, [2]) und gleichfalls sind die Salze des Magnesiums, welche auch wohl nie im Zellsaft fehlen, seiner Lösung günstig. [3]) Direkt wurde die Löslichkeit des oxalsauren Kalkes im zuckerhaltigen Saft der *Zuckerrüben* nachgewiesen. [4]) In löslicher Form, wohl meist als saures Kalisalz kommt Oxalsäure in vielen Pflanzen vor, so z. B. in mehreren Arten von *Rumex* und *Oxalis*, in *Geranium acetosum*, *Spinacia oleracea*, *Phytolacca decandra*, *Rheum palmatum*, *Atropa Belladonna;* als Natronsalz in verschiedenen *Salsola-* und *Salicornia*-Arten; [5]) ferner in geringen Mengen mit nicht näher bestimmter Basis verbunden in den Keimen von *Mais* und *Weizen;* [6]) endlich auch in *Lupinen*samen. [7]) Die Blattstiele von mehreren Arten von *Begonia* fand ich sehr reich an Oxalsäure. Nach diesen Beispielen dürfte das Vorkommen gelöster Oxalsäure im Pflanzenreich ein sehr verbreitetes sein, wenn auch die Quantitäten häufig nur gering sind. Dementsprechend erscheint die Annahme einer geringen Löslichkeit des oxalsauren Kalksalzes keineswegs ungerechtfertigt.

Auch die Betrachtung der zerstreuten Krystallschläuche im oxalsauren Parenchym mancher Pflanzen führt zu derselben Folgerung. Im Blattstiele von *Begonia* liegen die Zellen, welche Krystalldrusen enthalten, häufig allseitig von Parenchymzellen umgeben, deren Zellsaft stark sauer und reich an Oxalsäure ist. Es ist nun offenbar, dass der Kalk nur durch diese Parenchymzellen hin-

---

1) de Bary, Die Pilze, Flechten und Myxomyceten, S. 139, 256.
2) Würtz, Dictionnaire de Chimie, II, S. 674.
3) Würtz, a. a. O.
4) Scheibler, Zeitschr. für Chemie (2) I, S. 62, nach Würtz a. a. O.
5) Husemann, Die Pflanzenstoffe, S. 567.
6) Holzner, Flora 1867, S. 522 u. 524.
7) Ritthausen, Journ. für prakt. Chemie, 1870, S. 339.

durch zu den Drusen gelangen kann, dass er also auf seinem Wege dorthin schon mit Oxalsäure zusammentrifft. Wäre nun der kleesaure Kalk völlig unlöslich, so könnte offenbar das Salz nie zu den Drusenzellen gelangen, und es wäre deren Ausbildung an den betreffenden Stellen also einfach unmöglich.

Ferner führe ich die Thatsache an, dass der kleesaure Kalk in den *Kartoffeln* und den *Orchis*knollen nachgewiesenermassen in einer gewissen Periode gelöst wird, also dann wohl auch löslich ist.

Schliesslich ist zu bemerken, dass der krystallinische Zustand der Ablagerungen, und zumal die häufig bedeutende Grösse der Krystalle ohne eine wenigstens geringe Löslichkeit des Salzes unmöglich wären.

Aus allen diesen Erwägungen ergiebt sich nun die Schlussfolgerung: der oxalsaure Kalk ist in geringer Menge im Zellsaft löslich, und gelangt durch Diffusion zu den Stellen, wo er auskrystallisirt. Die Ablagerungsstätten lehren uns also über den Ort der Entstehung der Oxalsäure Nichts.

Nachdem wir dieses also erledigt haben, können wir an die Diskussion zweier sehr wichtiger Fragen treten: Wo entsteht die Oxalsäure und wo verbindet sie sich mit dem Kalk?

Um die erstere Frage zu beantworten, beachten wir den Umstand, dass die Pflanzensäuren überhaupt vorwiegend im Parenchym vorkommen, und dass, wo dieses von der Oxalsäure genauer untersucht ist, von ihr dasselbe gilt. Von anderen Geweben führt das Xylem Luft oder Wasser, der Inhalt des Phloems reagirt alkalisch, und die Bastfaserstränge führen Luft. Ich möchte aber keineswegs behaupten, dass das Vorkommen der Pflanzensäuren ausschliesslich auf das Parenchym beschränkt ist, glaube vielmehr, dass solche allen turgescirenden Zellen zukommen. [1]) Es sind keine Gründe bekannt, welche die Annahme eines Transportes der Pflanzensäuren von einem Gewebe in das andere rechtfertigen, vielmehr spricht alles dafür, dass diese Verbindungen gerade da entstehen, wo wir sie später finden. Wir dürfen es also als wahrscheinlich erachten, dass die Oxalsäure, wie die anderen Pflanzensäuren, in den turgescirenden Zellen, und speziell im Parenchym entsteht. Andererseits dürfen wir annehmen, dass der Kalk, wel-

1) *Opera I*, S. 511 und *Opera II*, S. 85.

cher ein unentbehrlicher Nährstoff für das Wachsthum der Pflanzen ist, im Zellsafte lebender und wachsender Zellen nicht fehlen wird. Hieraus folgt aber, dass die Oxalsäure sich sogleich bei ihrer Entstehung wenigstens zum Theil mit Kalk verbinden wird, und das also die Bildung des Kalkesoxalates in denselben Zellen vor sich gehen wird, als die Entstehung der Oxalsäure.

Wir gelangen also zu folgender Vorstellung: Wenn in turgescirenden Zellen, zumal in denen des Parenchyms, allein oder neben anderen Pflanzensäuren, Oxalsäure gebildet wird, so muss sich diese, wenigstens zum Theil, mit dem von aussen aufgenommenen Kalke des Zellsaftes zu dem schwer löslichen Kalkoxalat verbinden.[1]) Sobald die Lösung dieses Salzes unter den obwaltenden Umständen gesättigt ist, fängt, an morphologisch dazu bestimmten Stellen, das Auskrystallisiren des Salzes an.

§ 10. *Ueber die Ursache der Anhäufung des Kalkes.*

Unter allen anorganischen Körpern, welche die Pflanze durch ihre Wurzeln aufnimmt, findet eine Ablagerung in fester Form in den gewöhnlichen Fällen nur beim Kalk und bei der Kieselsäure, bei diesen beiden aber in sehr erheblichen Mengen statt. Von den übrigen enthalten die Pflanzen wohl nur selten einen grossen Ueberfluss, wie man daraus sieht, dass diese Stoffe beim Abfallen der Blätter stets vorher in ziemlich vollständiger Weise aus den absterbenden Organen in die lebenskräftigen Theile zurückgezogen werden.

Fragen wir nun nach der Ursache, weshalb von den, aus dem Boden aufgenommenen, anorganischen Stoffen gerade Kalk und Kieselsäure in bedeutenden Mengen in unthätiger Form in der Pflanze abgelagert werden, so liegt die Antwort auf die so gestellte Frage auf der Hand. Denn nur diese beiden Stoffe kommen in den gewöhnlichen Böden in so überwiegend grosser Menge vor, dass es gar nicht Wunder nehmen kann, wenn die Pflanzen davon viel mehr aufnehmen als sie brauchen. Von allen anderen Stoffen enthalten die meisten Böden nur gerade genug für eine üppige Vegetation, vor überflüssiger Aufnahme ist daher in der Regel keine Gefahr.

---

1) In etwas anderer Form habe ich diese Ansicht in *Opera III*, S. 124, ausgesprochen.

Für diese Auffassung sprechen zwei weitere Gründe. Erstens lehrt uns die Thatsache, dass Meeresstrandpflanzen aus dem salzreichen Boden sehr ansehnliche Mengen Chlornatrium in sich aufnehmen, ohne dass dieses ihnen einen sichtbaren Nutzen gewähre, und während sie auf anderen Böden ohne Chlornatrium ebenso gut gedeihen, einen ganz analogen Fall der Anhäufung eines nutzlosen Stoffes kennen, der wohl vorwiegend als eine nothwendige Folge der in's Spiel kommenden Diffusionsgesetze zu betrachten sein wird. Es weist dieses darauf hin, dass auch die Aufnahme und Anhäufung von Kalk und Kieselsäure wesentlich von äusseren Umständen bedingt sein kann. Zweitens weise ich auf die altherkömmliche Unterscheidung von Kalk- und Kieselpflanzen, welche zwar durch die übertriebene Vorstellung des ausschliesslichen Gedeihens auf nur einem Boden vielen Widerspruch erweckt hat, welche aber dennoch richtig ist, wenn mann sie so auffast, dass die einen Arten dem Kalkboden, die andere dem Kieselboden besser angepasst sind, und dort also den Kampf um's Dasein mit grösserer Aussicht auf Erfolg bestehen können. Die Analysen zeigen in den Pflanzen der einen Gruppe meistens einen sehr grossen Gehalt an Kalk, in denen der anderen meistens sehr viel Kieselsäure an, und lehren überdies, dass diese beiden Gehalte von der Natur des Bodens, d. i. von seinem Reichthum an beiden Verbindungen, in hohem Masse abhängig sind. Also auch hier ist die Aufnahme und die Anhäufung der beiden fraglichen Stoffe wesentlich durch die Gelegenheit, diese von aussen aufzunehmen, bestimmt, ohne dass mit der stärkeren Anhäufung ein üppigeres Gedeihen zusammen ginge.

Ich schliesse also: *Die Ursache, weshalb grade Kalk und Kieselsäure in den Pflanzen allgemein in unthätiger Form aus dem Stoffwechsel ausgeschieden werden, liegt in deren weiter Verbreitung und massenhaftem Vorkommen in den Böden, worauf die Pflanzen wachsen.* Die Pflanzen nehmen durch die Wurzeln einen Ueberschuss dieser beiden Substanzen auf, und können diesen auf keine andere Weise wieder los werden. Dabei ist der Ort der Ablagerung, sowie beim Kalk die Art der Verbindung, in der Regel durch die spezifischen Eigenschaften der Pflanzen bestimmt, und kann hierin also eine äusserst grosse Mannigfaltigkeit obwalten.

Zu bemerken ist, dass alle Kieselsäure, aber nicht aller Kalk abgelagert werden kann, da von letzterem stets eine gewisse,

wenn auch vielleicht sehr kleine Menge, für den Ernährungsprozess und das Wachsthum unentbehrlich ist.

Zum Schlusse noch ein Wort über die Bedeutung der Oxalsäure im oxalsauren Kalke. Der ganze Gang meiner Darstellung führt dazu, den Kalk in den Ablagerungen als die Hauptsache, die Säuren oder sonstigen Stoffe mit denen er verbunden ist, als Nebensache zu betrachten. Es gilt in der Pflanze offenbar den schädlichen Ueberfluss des aufgenommenen Kalkes los zu werden. Dazu wenden verschiedene Arten verschiedene Mittel an. Die einen lagern ihn in noch unbekannter Form in den Zellhäuten ab, die anderen scheiden ihn als kohlensauren, noch andere endlich als oxalsauren Kalk aus. Dass die letztere Art der Ausscheidung eine sehr zweckmässige sei, dafür spricht die Vollständigkeit der Ablagerung, welche durch die Schwerlöslichkeit des Kalkoxalats erreicht werden kann. Ich nehme also an, dass die Pflanzen die Oxalsäure wenigstens zum Theil zum Zwecke der Abscheidung des Kalkes bilden; zu einem anderen, bei vielen Arten kleineren, bei manchen aber wiederum grösseren Theile bilden sie diese Säure allerdings auch noch zu anderen Zwecken, nämlich zu denjenigen, für die sie überhaupt ihre organischen Säuren bilden. 1)

Abtheilung IV.

Zusammenfassung der Resultate.

Die bisherigen Ansichten über die Bedeutung des oxalsauren Kalkes haben diese Verbindung stets für sich, und nicht in Verbindung mit den übrigen Ablagerungsformen des Kalkes und mit denen der Kieselsäure behandelt und damit hing es zusammen, dass sie die biologische Bedeutung dieser Ablagerungen theils in dem Unschädlichmachen der Oxalsäure allein (Schleiden), theils auch beider Bestandtheile gleichzeitig (Holzner) suchten. Ich glaube, dass man zu einer viel einfacheren und mit den Thatsachen besser im Einklang stehenden Erklärung gelangt, wenn man die Ausscheidung des Kalkoxalates als einen besonderen Fall der Kalkablagerungen im Allgemeinen betrachtet. Bei einer solchen Behandlung des Thema's tritt nothwendigerweise das diesen verschiedenen Ablagerungen Gemeinschaftliche in den Vordergrund,

---

1) Vergl. *Opera I*, S. 511.

während die besonderen Eigenschaften der ausgeschiedenen Verbindungen mehr zurück treten. Auch wird man dadurch auf die Uebereinstimmung mit anderen Ablagerungen von Auswurfstoffen, namentlich mit der der Kieselsäure aufmerksam gemacht, wodurch gleichfalls das Allgemeine der Erscheinungen leichter und klarer hervorgehoben wird.

Ich will jetzt versuchen, die Ansicht, zu der ich durch diese Auffassung des Thema's geführt wurde, in einigen kurzen Sätzen zusammen zu fassen.

1. Die Oxalsäure entsteht, wie die anderen Pflanzensäuren, wahrscheinlich im Allgemeinen in turgescirenden Zellen, bei höheren Pflanzen also vorwiegend im Parenchym, und verbindet sich hier sofort, zum Theil oder ganz, mit dem im Zellsaft gelösten Kalk zu den in Pflanzensäften schwer löslichen (aber nicht ganz unlöslichen) Kalkoxalat. Ist die Lösung dieses Salzes unter den gegebenen Umständen gesättigt, so krystallisirt es an morphologisch dazu bestimmten Orten aus.

Es giebt Pflanzen, welche in ihrem Parenchym vorwiegend Oxalsäure, und andere, welche hauptsächlich andere Säuren, wie Aepfelsäure und Citronensäure bilden. Bei ersteren wird nur ein Theil der Oxalsäure an Kalk gebunden, bei letzteren wird umgekehrt nur ein Theil des Kalkes in Oxalat verwandelt. Dementsprechend ist der Saft der ersteren (*Begonia*) arm an Kalk, während der des letzteren daran reich zu sein pflegt (*Rothklee*). In beiden Fällen kann das schwer lösliche Kalkoxalat bald den Grad der Sättigung erreichen, bei der es auskrystallisiren wird. Welche Umstände es bedingen, dass die Krystallisation gewöhnlich nur an morphologisch bestimmten Stellen stattfindet, muss einstweilen dahingestellt bleiben.

Vom biologischen Standpunkte aus kann man sagen, dass die Pflanzen die Oxalsäure ganz oder theilweise zum Zwecke der Ausscheidung des überflüssig aufgenommenen Kalkes bilden.

2. Die Orte der Ablagerung des Kalkes und der Kieselsäure fügen sich der Regel, dass diese Auswurfstoffe dem Stoffwechsel möglichst entzogen und vorzugsweise dort abgelagert werden, wo sie diesen am wenigsten beeinträchtigen.

In dieser Beziehung besteht eine ganz merkwürdige Uebereın-

stimmung in der anatomischen Vertheilung des Kalkes und der Kieselsäure, welche sich erstens darin ausspricht, dass beide Stoffe vielfach in der Epidermis, und zwar in der nach aussen gekehrten Wand der Oberhautzellen gefunden werden, zweitens in der anatomischen Gleichwerthigkeit der Kieselsäure führenden Stegmata mit den Zellen der Krystallscheide der Bastbündel, welche Zellen je einen Krystall von Kalkoxalat enthalten, und drittens in dem Umstande, dass viele Zellen sowohl Kalkoxalat oder Kohlensauren Kalk als auch Kieselsäure ausscheiden.

In den Kalkablagerungen finden sich alle Stufen der Entziehung aus dem Stoffwechsel. Während in einigen Fällen der kleesaure Kalk in Krystallen im Protoplasma kräftig thätiger Zellen liegt, finden wir im anderen Extrem die Kalksalze an Stellen, durch welche ohnehin kein Austausch von Säften stattfinden würde. So z. B. oxalsauren Kalk in der äusseren Zellhaut der Oberhautzellen, und kohlensauren Kalk in den Wänden mancher Haare. Kalkoxalat findet man ferner sehr gewöhnlich in der Umgebung stark verdickter, luftführender Zellen, so z. B. in der äusseren Wand der Bastfasern bei vielen Coniferen, in der Krystallscheide der Bastbündel bei einigen Monocotylen und zahlreichen Dicotylen, und endlich in der Umgebung von Steinzellennestern. Sehr häufig ist auch der oxalsaure Kalk in zerstreuten Krystallschläuchen im Parenchym abgelagert, aber hier sind diese Zellen häufig in Längsreihen angeordnet, wodurch sie die Wanderung der Stoffe im Parenchym möglichst wenig stören.

3. Während die Kieselsäure fast stets in fester Form in den Zellhäuten abgelagert ist, finden wir den Kalk entweder in unbekannter Verbindung die Zellhaut inkrustirend, oder als kohlensaurer oder kleesaurer Kalk ausgeschieden.

Es ist deutlich, dass, wenn es nur gilt den überschüssig aufgenommenen Kalk aus dem Stoffwechsel auszuscheiden, die Art und Weise dieser Ausscheidung von sekundärer Bedeutung ist, und also je nach Arten verschieden sein kann. Ueber die gewöhnliche Ablagerung von Kalk in den Zellhäuten wissen wir vorläufig noch sehr weinig, da man darauf nur aus dem Gehalt der Aschenskelette an kohlensaurem Kalk schliesst. Als kohlensaures Salz findet sich der Kalk bei verhältnissmässig wenigen Pflanzen und zwar in den Zellhäuten oder in besonderen Verdickungen dieser, bei höheren Pflanzen vorzugsweise in der Oberhaut, bei einigen sogar auf dieser abgesetzt. Der kleesaure Kalk liegt bei niederen

Pflanzen häufig ausserhalb der Zellen, bei den Phanerogamen entweder in deren Inneren oder in den Zellhäuten, in ersterem dieser beiden Fälle sind ganz gewöhnlich besondere Zellen ausgebildet, welche nur zur Ablagerung des Kalkoxalates dienen.

Dass die Bindung des Kalkes mittelst der Oxalsäure eine sehr zweckmässige Art der Ausscheidung dieses Stoffes aus dem Zellsafte ist, braucht bei der schweren Löslichkeit des Oxalates nicht besonders betont zu werden. Es kann daher nicht Wunder nehmen, dass diese Art der Ablagerung im Pflanzenreich so sehr weit verbreitet ist, wenn sie auch bei Weitem nicht, wie man früher meinte, eine allen Pflanzen gemeinschaftliche Erscheinung ist.

4. Von den durch die Wurzeln aufgenommenen Stoffen werden nur Kalk und Kieselsäure in erheblichen Mengen und ganz allgemein von Pflanzen in unthätiger Form abgeschieden.

Die Anhäufungen des Kalkes und der Kieselsäure sind offenbar ohne jeden weiteren Nutzen für die Pflanze. Es geht dieses zumal daraus hervor, dass sie während des ganzen Lebens zunehmen und beim Tode in den Organen zurückbleiben, wie sie sich z. B. in besonders grosser Menge in abfallenden Blättern finden. Gerade in dieser Beziehung unterscheiden sie sich von den übrigen anorganischen Stoffen, welche immer, bevor ein Blatt oder ein anderes Organ abgeworfen wird oder vertrocknet, dieses verlassen und in die lebendigen Theile der Pflanze zurückgeleitet werden, wo sie sich offenbar noch weiter am Stoffwechsel betheiligen müssen. Und dass die Pflanze mit diesen Stoffen kärglich sein muss, und wenigstens unter gewöhnlichen Umständen davon nie grossen Ueberschuss hat, erklärt sich leicht daraus, dass diese in den Böden, gegenüber dem Kalk und der Kieselsäure verhältnissmässig spärlich vertreten, und oft in schwerlöslicher Form vorhanden sind.

In Bezug auf die Ablagerung in fester Form waltet zwischen dem Kalk und der Kieselsäure ein sehr bedeutender Unterschied ab, da ersterer für das Leben unumgänglich nothwendig ist und also nie ganz aus dem Stoffwechsel ausgeschieden werden kann, während die letztere ohne Schaden in den Zellsäften völlig fehlen darf.

Diese Betrachtungen führen mich also zum Schlusse zur Aufstellung des folgendes Satzes:

Wo man im Pflanzenkörper Kalk oder Kieselsäure in fester Form abgelagert findet, sind es Aus-

wurfstoffe, deren Zweck ist, diese Verbindungen, welche sich im Boden in so überwiegend grosser Menge vorfinden, und von denen also leicht von den Pflanzen zu viel aufgenommen wird, als überflüssig aus dem Stoffwechsel auszuscheiden. Die Verbindungsform, in der dieses geschieht, ist dabei von untergeordneter Bedeutung, und beim Kalk je nach den Arten sehr verschieden.

(*Landwirthschaftliche Jahrbücher X, 1881, S. 53.*)

UEBER EINIGE NEBENPRODUKTE DES PFLANZLICHEN STOFFWECHSELS.

Es ist im Pflanzenreich eine äusserst verbreitete Erscheinung, dass beim Stoffwechsel, ausser den für den Aufbau und das Wachsthum neuer Zellen und Organe bestimmten Stoffen, noch andere erzeugt werden, welche bei anderen Lebensvorgängen eine mehr oder weniger wichtige Rolle zu spielen haben. Solche Stoffe hat man als Nebenprodukte des Stoffwechsels bezeichnet [1]. In den weniger ausgebildeten Fällen liegen sie in denselben Zellen, welche auch sonst dem gewöhnlichen Ernährungsprozesse dienen, in zahlreichen Fällen werden sie aber von besonderen Zellen oder Zellenkomplexen produzirt.

Dass diese Produkte dem aufbauenden Stoffwechsel entzogen sind, geht in vielen Fällen mit Bestimmtheit daraus hervor, dass sie an den Orten ihrer Entstehung oder Ausscheidung, bis zum Tode der Organe, unthätig liegen bleiben, während die Nährstoffe entweder periodisch, oder doch kurze Zeit vor dem Absterben, völlig aufgelöst und in die übrigen Theile der Pflanze zurückgeführt werden. Betrachten wir auf der anderen Seite das ganz allgemeine Vorkommen solcher Körper, die häufig merkwürdige chemische Differenzirung ihrer Bestandtheile, den oft sehr komplizirten Bau der produzirenden Organe, und vor Allem den Umstand, dass offenbar sehr bedeutende Mengen assimilirter Nährstoffe behufs ihrer Bereitung geopfert werden müssen, so ist es völlig einleuchtend, dass sie, wenigstens in zahlreichen Fällen, zu wichtigen Funktionen in der Oekonomie der Pflanze bestimmt sind.

Welche diese Funktionen sind, ist bei Weitem nicht für alle diese Nebenprodukte bekannt. Einige unter ihnen dienen offenbar für die wechselseitigen Beziehungen zwischen den Pflanzen und ihrer Umgebung. Am deutlichsten und am ausführlichsten studirt ist dieses wohl bei den Nektarien der Blüthen, deren Honig zur Anlockung von Insekten dient, welche bei ihren Blumenbesuchen den Blüthenstaub aus den Antheren auf die Narben anderer Blüthen derselben Art übertragen. Zu ähnlichen Zwecken werden

1) Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., S. 676.

auch die Farbstoffe der Blumen ausgebildet, sowie die klebrigen Stoffe, welche die einzelnen Pollenkörner in eine leicht am Insektenkörper haftende Masse umgestalten. Umgekehrt dienen wieder andere Nebenprodukte des Stoffwechsels als Schutzmittel gegen Beschädigungen durch pflanzenfressende Thiere, und wohl vorwiegend gegen die zahlreichen Feinde aus den verschiedensten Ordnungen der Insekten. Hierin pflegt man wenigstens die Bedeutung der so häufigen giftigen Stoffe zu suchen, und die stark riechenden, in besonderen Zellen enthaltenen oder von inneren oder äusseren Drüsen abgeschiedenen Körper, welche in den verschiedensten Pflanzenabtheilungen in den Blättern und jungen Trieben beobachtet werden, haben wohl auch denselben Zweck 1). Auch auf die Bedeutung des Fruchtfleisches saftiger Früchte für die Verbreitung der Samen durch Vögel, darf hier wohl noch hingewiesen werden.

In meinen „Beiträgen zur speziellen Physiologie landwirthschaftlicher Kulturpflanzen" habe ich aus leicht ersichtlichen Gründen die ernährungsphysiologischen Prozesse in den Vordergrund meiner Behandlung gestellt, und die Nebenprodukte des Stoffwechsels meist nur sehr kurz erwähnt. Um auch diesem Theile meiner Aufgabe gerecht zu werden, beabsichtige ich im vorliegenden Aufsatze einige der wichtigsten und häufigsten Nebenprodukte einer besonderen Behandlung zu unterziehen. Ich wähle dazu eine Gruppe von Körpern, welche, obgleich sie gewöhnlich, und vom anatomischen Standpunkte mit vollem Recht, als durchaus verschieden behandelt werden, nach meiner, unten näher zu begründenden Ueberzeugung, doch vom physiologischen Standpunkte als zusammengehörig betrachtet werden müssen. Ihre gemeinschaftlichen Eigenschaften bestehen darin, dass sie aus frischen Wunden in flüssiger oder halbflüssiger Form hervortreten und sich auf der Oberfläche des verwundeten Theiles allmählich in festere, meist sehr zähe Massen verwandeln. Es gehören dazu das Gummi und die übrigen Pflanzenschleime, der Milchsaft, das Harz und die zahlreichen zwischen diesen Haupttypen vorkommenden Uebergänge. Eine ausführliche Beschreibung dieser Körper, sowie ihrer Behälter findet man in de Bary's vortrefflichem Handbuche: „Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne", ein Werk, welches, wie man sehen

---

1) Als besonders einleuchtendes Beispiel sei hier an die grossen mit Kampher gefüllten Zellen in den Blattern des Kampherbaumes erinnert.

wird, mir bei der Bearbeitung dieses Aufsatzes von ganz besonderem Nutzen gewesen ist.

Einige der namhaft gemachten Produkte zeigen eine eigenthümliche Beziehung zum oxalsaurem Kalk, insofern sie häufig in denselben Zellen abgelagert sind als dieser. So findet man die Krystallnadeln der Raphidenzellen gewöhnlich in einem dichten Schleime eingebettet [1]), und sind die grossen Schleimgänge der *Opuntien* durch den Gehalt zahlreicher und grosser Drusen von Kalkoxalat ausgezeichnet [2]). In den grossen Schleimhäuten der *Orchis*knollen liegt je ein kleines Bündelchen von Krystallnadeln [3]); diese Zellen bilden also eine Art Uebergang von den vorwiegend krystallführenden Schleimzellen zu den krystallfreien [4]). Die Schleimzellenreihen der *Allium*-Arten stimmen mit den Raphidenzellenreihen der verwandten Gattungen derart in Gestalt und Anordnung überein, dass beide Formen von Hanstein unter dem gemeinschaftlichen Namen der Schlauchgefässe zusammengefasst wurden [5]). In all' diesen Beispielen ist der Schleim, ebenso wie der oxalsaure Kalk, völlig aus dem aufbauenden Stoffwechsel ausgeschieden, und bleibt er ohne jede weitere Verwendung liegen [6]). Diese Fälle drängten mir, bei meinen Studien über die Rolle des oxalsauren Kalkes [7]), die Frage nach der Bedeutung dieses Schleimes auf, und es zeigte sich bald, dass eine befriedigende Antwort nur von einer umfassenden Berücksichtigung aller, physiologisch mit ihm verwandten Bildungen erwartet werden konnte.

I. Historisches.

Bereits die ältesten Pflanzenphysiologen kannten in den Pflanzen eigenthümliche, abgeschiedene Säfte, und nannten sie, nach dem Vorgange Malpighi's, succi proprii, Eigensäfte, und ihre Behälter, vasa propria [8]). Grew unterschied unter diesen Behäl-

---

1) de Bary, vergl. Anatomie S. 142.

2) de Bary. l. c. S. 214.

3) Frank in Pringsheim's Jahrbüchern V. S. 181.

4) de Bary, l. c. S. 154.

5) Hanstein, Die Milchsaftgefässe.

6) de Bary, l. c. S. 142.

7) Opera IV, S. 264.

8) Mit Unrecht hat später Moldenhauer auch Siebröhren als vasa propria bezeichnet, und wurde darin von Anderen gefolgt. Vergl. de Candolle, Physiologie I, S. 256 und de Bary, vergl. Anat. S. 179.

tern verschiedene Gruppen, welche er mit den Namen der vasa lactifera, gummifera, resinifera und mucilaginifera belegte 1). Wir erkennen darin, so genau wie es der Unterschied zwischen den damaligen und den heutigen Kenntnissen erlaubt, dieselbe Reihe von Absonderungsprodukten, welche wir auch in diesem Aufsatze als eine physiologisch zusammengehörige Gruppe zu behandeln haben werden.

Ueber die Bedeutung dieser Produkte sind nun im Laufe der Zeit eine Reihe von Meinungen geäussert worden, bei denen sie theils als zusammengehörig, theils aber als mit sehr verschiedener Bedeutung belegt, behandelt wurden. Um eine klare Einsicht in den Ursprung dieser verschiedenartigen Ansichten zu bekommen, ist es aber durchaus nothwendig, vorher einen Blick auf die Entwickelung einiger der wichtigsten einschlägigen allgemeinen Prinzipien zu werfen.

Am Ende des vorigen und im Anfange dieses Jahrhunderts herrschte ganz allgemein, und wie es scheint fast unbestritten, die Ansicht, dass der ganze Stoffwechsel im pflanzlichen Organismus nur der Ernährung diene. Alle Stoffe, welche von der Pflanze von aussen aufgenommen, oder in ihr neugebildet wurden, wurden demgemäss überall, wo solches nur irgendwie möglich war, als Nährstoffe betrachtet. Doch waren schon damals eine Reihe von Produkten des Stoffwechsels bekannt, welche entweder wegen ihrer chemischen Natur, oder wegen des Ortes ihrer Ablagerung, unmöglich zu den Nährstoffen gerechnet werden konnten. Diese waren also, nach der damaligen Ansicht, völlig nutzlos für die Pflanze, und ihre Entstehung konnte also nur als eine nothwendige Folge anderweitiger nützlicher Umsetzungen behandelt werden. Für solche Stoffe nahm man an, dass sie nothwendigerweise entweder ganz aus der Pflanze herausgeschafft, oder doch in bestimmten Organen und Zellen abgelagert und dadurch unschädlich gemacht werden müssten. Die vasa propria waren, dieser Auffassung entsprechend, die Organe für die Absonderung und erste Aufnahme solcher secernirter Säfte 2).

Dass die Pflanzen zu besonderen Lebenszwecken besondere Säfte abscheiden konnten, war damals auch hervorragenden Botanikern unbekannt. Uns erscheint dieses kaum glaublich, nachdem in den letzten Jahrzehnten durch Darwin's grosse Leistungen

1) Vergl. Meyen, Physiologie II, S. 371.
2) Meyen, Physiologie II, S. 375.

die Aufmerksamkeit auf so manche dieser besonderen Säfte und auf ihr wichtige Rolle im Pflanzenleben gelenkt worden ist. Damals aber lag dieses ganze Gebiet noch tief im Dunklen. Ein paar Beispiele mögen dieses beleuchten. So sagt Meyen in seiner Pflanzenphysiologie (Bd. II S. 369): „Bei den Pflanzen kommt es häufig vor, dass Stoffe, welche ganz entschieden zu den vorzüglichsten assimilirten Nährstoffen gehören, dass diese von den Pflanzen nach Aussen hin abgesondert werden, wo sie für das Leben derselben sicherlich zwecklos dastehen; so verhält es sich z. B. mit der Zucker-Absonderung im Nektar." Und S. 400 sagt derselbe Schriftsteller, „dass die Milchsäfte als die ausgearbeitetsten Sekrete der Pflanzen auftreten, und somit zur Ernährung und Bildung derselben verbraucht werden."

Die im Pflanzenkörper vorkommenden Stoffe betrachtete man also entweder als Nährstoffe, oder als nutzlose und aus dem Stoffwechsel ausgeschiedene Nebenprodukte der normalen Lebensvorgänge. Von dieser Betrachtungsweise rührt auch der noch jetzt für solche Stoffe gebräuchliche Name „Nebenprodukte des Stoffwechsels" her, obgleich man damit jetzt nur aussagen will, dass sie dem aufbauenden Stoffwechsel entzogen sind [1]), ohne dadurch aber eine anderweite nützliche Verwendung auszuschliessen [2]).

Die ganze Geschichte der succi proprii dreht sich nun dementsprechend um die Frage, in wie fern sie als weiter verwendbare Nährstoffe oder als nutzlose Auswurfsstoffe zu betrachten sind, und im ersteren Falle, welcher Art ihre Beziehung zum sonstigen Ernährungsprozesse ist.

Erinnert man sich dabei an das damals weit verbreitete Streben, eine Uebereinstimmung in der Bewegung und Circulation der pflanzlichen Ernährungssäfte mit dem thierischen Blute nachzuweisen, ein Streben, welches zu den sonderbarsten Theorien, zumal über die Bedeutung des Milchsaftes, Veranlassung gegeben hat, so wird man es um so erklärlicher finden, dass sämmtliche Ansichten über diese Säfte sich ausschliesslich um die oben gestellte Alternative drehten. An eine sonstige Bedeutung für das Leben dachten nur Wenige, ohne aber näher darauf einzugehen [3]).

Der definitiven Entscheidung der gestellten Frage hat immer der

1) Sachs, Handbuch S. 676.
2) de Bary, vergl. Anatomie S. 143.
3) de Candolle, Physiologie, I, S. 57.

Milchsaft am meisten Schwierigkeit gemacht, und zwar aus dem Grunde, dass er sowohl an bildungsfähigen Stoffen als auch an für die Ernährung nicht weiter verwendbaren Auswurfsstoffen sehr reich ist. Grade diese Schwierigkeiten, aber auch die auffallenden und so zu sagen zu Untersuchungen auffordernden Eigenschaften der Milchsäfte waren Ursache, dass die Aufmerksamkeit der Forscher ihnen stets in erster Linie zugewandt war. Je nachdem man nun dabei die eine, oder die andere Gruppe der Bestandtheile der Milchsäfte in den Vordergrund seiner Betrachtung stellte, rechnete man die Milchsaftbehälter entweder zum ernährungsphysiologischen System in der Pflanzen, und trennte sie also völlig von den übrigen vasis propriis, oder man folgte der Meinung Malpighi's und Grew's und fasste sämmtliche succi proprii als aus dem normalen Stoffwechsel secernirte Bestandtheile auf.

Die Ansicht, dass der Milchsaft als assimilirter Saft der Ernährung diene, hat hauptsächlich durch die Bestrebungen von Schultz 1) Eingang in die Wissenschaft gefunden, obgleich die von diesem Schriftsteller aufgestellte Theorie der Cirkulation des Milchsaftes längst vollständig widerlegt worden ist. Durch eine lange Reihe von Untersuchungen suchte Schultz darzuthun, dass der Milchsaft dem Blute der Thiere analog sei, und eine ähnliche Cirkulation wie dieses besitze, und er gab diesem Safte dementsprechend den Namen Lebenssaft (Latex). Seine Theorie fand durch eine längere Zeit zahlreiche Anhänger, aber auch kräftige Gegner; unter den ersteren nenne ich Meyen 2), unter den letzteren Treviranus 3) und de Candolle 4), welche beide die ganze Gruppe der succi proprii als von physiologisch gleicher Bedeutung betrachteten. Erst den gründlichen Untersuchungen Mohl's gelang es, den endgültigen Nachweis zu liefern, dass eine Cirkulation, wie Schultz sie beobachtet zu haben glaubte, gar nicht besteht, und die Ursachen der fehlerhaften Beobachtungen dieses Forschers aufzudecken. Damit fiel diese ganze Theorie, über welche nicht nur von ihrem Urheber, sondern auch von zahlreichen anderen Beobachtern eine ganze Reihe von Schriften publicirt worden war, in sich zusammen.

Seitdem wurde aber zu wiederholten Malen der Versuch gemacht, dennoch eine Bewegung des Milchsaftes in seinen Bahnen, sei es auch eine Bewegung ganz anderer Art als Schultz sie ver-

---

1) Vergl. Mohl's Kritik in der Bot. Ztg. 1843, S. 553.
2) Meyen, Physiologie II, S. 410.
3) Treviranus, Physiologie I, S. 351.
4) de Candolle, Physiologie végétale I. S. 272.

muthete, nachzuweisen. So z. B. von Hartig [1]). Dass eine solche Bewegung möglich ist, und unter verschiedenen Umständen auch wirklich vorkommt, lässt sich, zumal nach Sachs's kritischer Darlegung [2]) nicht bezweifeln; ihre Bedeutung ist aber bis jetzt noch nicht mit Sicherheit erkannt worden. Wir kommen hierauf sogleich zurück.

Auch die Rolle des Milchsaftes als Nährstoff fand fortwährend zahlreiche Vertheidiger. Bereits Meyen [3]) hatte darauf hingewiesen, dass der Milchsaft vieler Pflanzen für Menschen und Thiere ein sehr ausgebildeter Nahrungssaft sei, und dass demnach der Annahme, dass dieselbe auch in den Pflanzen die Rolle eines ernährenden Saftes versehe, gewiss nichts im Wege stehe.

Die Vertheidiger dieser Meinung waren aber unter sich wieder getrennt in Hinsicht auf die Rolle dieses nährenden Saftes. Während die Einen ihn nur als Reservestoff betrachteten, hielten die Andern ihn für einen Transportstoff und nahmen an, dass die assimilirten Bildungsstoffe in den Milchsaftröhren den wachsenden Theilen zugeleitet wurden. Letztere Meinung stützte sich, ausser auf die Eigenschaften des Saftes und die Röhrenform seiner Behälter, besonders auf die vielfach von anatomischer Seite hervorgehobenen Beziehungen der Milchröhren zu den Siebröhren. Dippel spricht sich darüber folgendermassen aus: „Die Milchsaftgefässe bilden Bastgefässe der milchenden Gewächse, welche in der Jugend zum mindesten die Funktionen der Siebröhren erfüllen, die ich ebenfalls als Bastgefässe bezeichne, im Alter vielleicht nur Reservestoffe führen [4])." Auch Hanstein nimmt an, dass die Milchsaftgefässe in jugendlichen Organen dieselbe Rolle haben wie die Siebröhren [5]), und schliesst sich in Bezug auf ihre Bedeutung in erwachsenen Organen der Ansicht an, dass hier der Milchsaft nur eine Art Reservestoff sei. Auch für seine Schlauchgefässe (schleimerfüllte in Reihen übereinander stehende Raphidenzellen) vermuthet Hanstein dieselbe Funktion wie die Siebröhren [6]).

Hanstein hat sich dabei aber nicht nur auf anatomische Betrachtungen beschränkt, sondern auch direkte Versuche über die Be-

---

1) Hartig, Bot. Ztg. 1862, S. 97.
2) Sachs, Handbuch S. 392.
3) Meyen, Physiologie II, S. 410.
4) Dippel, Verhandl. van het Botanisch Genootschap te Rotterdam T. XII, 3 (1865), S. 105.
5) Hanstein, Die Milchsaftgefässe (1864), S. 59.
6) Hanstein, ibid. S. 59.

deutung der Milchröhren angestellt. Und zwar eigneten sich dazu die ganz jungen Pflanzentheile nicht, sondern nur die erwachsenen. Die betreffenden Versuche 1) wurden mit Zweigen von *Ficus*-Arten gemacht, da diese im Mark zerstreute Milchröhren besitzen, ohne jedoch im Innern des Stengels Siebröhrenbündel zu führen. An Stecklingen von *Ficus Carica* wurde ein Ringelschnitt über der Basis gemacht, und es erschienen am unteren Ende nur so schwache Wurzelanfänge, dass sie keine Nahrungszufuhr aus dem übrigen Theil des Stecklinges anzunehmen gestatteten. Bringt man nach ihm einem Ringelschnitt unter der Spitze eines wachsenden Zweiges von *Ficus australis* an, den man entlaubt, so hält sich diese Spitze zwar ziemlich lange frisch, wächst aber nicht weiter und stirbt endlich ab. „Auch die Milchsaftgefässe," schliesst Hanstein, „enthalten also keinen unmittelbar anwendbaren plastischen Saft, und können denselben nicht herleiten."

Das Resultat dieser Versuche ist in Verbindung mit den zahlreichen von Hanstein nach derselben Methode mit nicht milchenden Pflanzen angestellten Experimenten so schlagend, dass man sich wundert, dass nicht sogleich der Gedanke entstanden ist, die Bedeutung des Milchsaftes in einer ganz anderen Richtung als die bisher befolgte zu suchen, und dass Hanstein selbst, auf der nächsten Seite seines Werkes dennoch auf die alte Meinung, sei es auch unter gewissen Beschränkungen, zurückkommt.

Die späteren anatomischen Untersuchungen haben mehr und mehr zu der Ueberzeugung des ganz allgemeinen Vorkommens der Siebröhren bei allen Gefässpflanzen geleitet, und damit hat die Ansicht von der Vertretung dieser Siebröhren bei milchenden Pflanzen durch die Milchröhren allmählich ihre Anhänger verloren.

Faivre 2) vertheidigt in einer Reihe von Arbeiten die Meinung, dass der Milchsaft als eine Art Reservestoff zu betrachten sei, der eine ähnliche Rolle spiele, wie die sonstigen, im Parenchym und den Siebröhrenbündeln abgelagerten Reservestoffe. Durch ausführliche Versuche, hauptsächlich mit *Morus alba* angestellt, zeigte er, dass der Milchsaft stets abnimmt, wenn bei rascher Entfaltung der Knospen im Frühjahr, oder beim Wachsthum von Trieben und Blättern unter ungünstigen Umständen, auch die Reservestoffe verbraucht werden. Sobald dagegen die Blätter ausgewachsen sind, und am Lichte neue Vorräthe organischer Nähr-

1) Hanstein, l. c. S. 58.
2) Faivre, Ann. Sc. nat. 5. Ser. IX. 1869, S. 99.

stoffe bilden, und dementsprechend die Ablagerung von Stärke im Rindenparenchym wieder anfängt, dann erlangt auch der Milchsaft seine weisse Farbe und seinen Gehalt an Nährstoffen wieder [1]). Diese Versuche lehren uns mit voller Evidenz, dass die Bildungsstoffe des Milchsaftes unter bestimmten Umständen wieder verbraucht werden, und also mit vollem Recht als Nährstoffe betrachtet werden. Ob sie aber aus den Milchröhren wieder in das übrige Gewebe zurückkehren, oder einfach innerhalb dieser für die daselbst stattfindenden Processe verwendet werden, das wird durch Faivre's Versuche nicht entschieden [2]).

Eine eigenthümliche Ansicht über die Bedeutung des Milchsaftes ist von Trécul aufgestellt und in einer langen Reihe von Untersuchungen vertheidigt worden [3]). Er fand bei zahlreichen Pflanzen, dass die Verzweigungen der Milchröhren nicht selten bis an das Holz der Gefässbündel oder sogar in diese hinein vordringen, und sich hier eng an die luftführenden Gefässe anschliessen. Ferner beobachtete er, dass in diesen Holzgefässen häufig eingetrocknete oder sonst unter der Einwirkung der Luft veränderte Tropfen von Milchsaft gefunden werden, welche z. B. bei Arten mit gefärbtem Milchsaft (*Chelidonium*, *Sanguinaria*) schon an ihrer Farbe als solche erkannt werden können [4]). Trécul betrachtete nun die Milchröhren als Behälter secernirter, für den Stoffwechsel untauglich gewordener Säfte und meinte, dass sie die Aufgabe haben, diese Säfte dem Holze zuzuführen und sie also mit dem aufsteigenden Strom der rohen Nährstoffe zu vermischen, damit sie weiter bearbeitet und wieder für die Ernährungszwecke brauchbar gemacht würden. Diese Vorstellung setzt aber einen aufsteigenden rohen Saft voraus, eine Annahme, welche nach Sachs' vorzüglichen Arbeiten auf diesem Gebiete wohl von Niemandem mehr zugegeben werden wird.

Fragen wir nun, was wir nach der Vergleichung dieser verschiedenen Meinungen als feststehend betrachten dürfen, so dürfte davon Folgendes das Wichtigste sein. Der Milchsaft enthält so-

1) Näheres hierüber werde ich noch im vorletzten Abschnitt zu erwähnen haben.

2) Vergl. hierüber den III. Abschnitt.

3) Z. B. Comptes rendus I, 45. (1857), S. 402: I, 51. (1860), S. 871; I, 60. (1865), S. 78; 522; 825; 1349.

4) Eine gewisse Analogie zwischen dieser Erscheinung, und der Infiltration des Koniferenholzes mit Harz aus den Harzkanälen (vergl. den folgenden Abschnitt) ist wohl nicht zu verkennen; vielleicht kann diese später einiges Licht auf die von Trécul entdeckten Verhältnisse werfen.

wohl Auswurfstoffe als Nährstoffe; letztere bildeten den Hauptgegenstand der Kontroversen. Dass diese Nährstoffe sich in den Milchröhren bewegen können, und sich dorthin bewegen werden, wo sie verbraucht werden, unterliegt keinem Zweifel[1]), obgleich die Milchröhren keineswegs als Vertreter der Siebröhren und noch weniger als Organe für die Leitung eines „plastischen Saftes" angesehen werden dürfen. Unter Umständen werden ihre Bildungsstoffe verbraucht, unter anderen Umständen werden solche in ihnen von Neuem angehäuft. Ob der Verbrauch dabei nur der inneren Oekonomie des Milchröhrensystems oder auch den ausserhalb dieses gelegenen Zellen und Gewebekomplexen zu Gute kommt, ist noch unbekannt. Und so lange diese Alternative nicht experimentell entschieden ist, lässt sich über die Verwendung der Nährstoffe des Milchsaftes mit Sicherheit nichts aussagen.

Durch seine Auswurfstoffe stimmt der Milchsaft mit den übrigen succis propriis der ältesten Pflanzenphysiologen überein, also mit Gummi, Schleim, Harz, Gummiharz u. s. w. Diese Stoffe wurden früher als für den Ernährungsprozess untaugliche und deshalb secernirte Nebenprodukte des Stoffwechsels betrachtet, als Stoffe, welche aus den lebendigen Zellen entfernt und an gewissen Orten angehäuft und unschädlich gemacht werden mussten. Spätere Forscher erkannten, dass ihnen wahrscheinlich irgend eine Bedeutung im Haushalte der Pflanze zukommen müsse, aber über die Natur dieser Bedeutung ist, so viel mir bekannt, bis jetzt noch keine Ansicht aufgestellt worden.

Noch in der letzten Ausgabe des Lehrbuchs der Botanik rechnet Sachs [2]) den „Kautschuk in den Milchröhren, die Harze und harzbildenden Stoffe in den Harzgängen, wohl auch die gummiähnlichen Verbindungen in den Gummigängen so vieler Pflanzen" zu den Stoffen, von denen „irgend eine Bedeutung für die innere Oekonomie der Pflanze bis jetzt nicht bekannt ist.

Die Frage nach der Bedeutung dieser Auswurfsstoffe bildet die Aufgabe des vorliegenden Aufsatzes; die Nährstoffe des Milchsaftes werden wir, aus dem soeben angeführten Grunde, nur ganz beiläufig zu erwähnen haben.

II. Die Bedeutung des Harzes bei den Nadelhölzern.

Unter den „succis propriis" sind die Harze diejenigen, welche mit dem Gummi und dem Schleime am wenigsten verwandt sind.

---

1) Sachs, Handbuch S. 386.

2) Sachs, Lehrbuch, 4. Aufl., S. 676.

Dennoch wollen wir unsere Untersuchung mit ihnen anfangen, da sie uns die besten Anhaltspunkte für eine vergleichende Betrachtung der übrigen verwandten Nebenprodukte bieten, und zwar aus dem wichtigen Grunde, dass über ihre physiologische Rolle wohl am wenigsten Zweifel bestehen kann.

Zunächst müssen wir hervorheben, dass das Harz der Nadelhölzer nicht eben als ein nutzloses Produkt zu betrachten ist, welches beim gewöhnlichen Stoffwechsel entstehend, aus den lebendigen Zellen möglichst vollständig entfernt und an solchen Orten angehäuft werden muss, wo es für die Lebensprozesse unschädlich ist. Grade im Gegentheil werden auf die Bildung des Harzes[1]) von den Nadelhölzern jährlich ganz erhebliche Mengen von Nährstoffen verwendet. Es geht dieses bereits aus einer genauen Betrachtung ihrer chemischen Zusammensetzung hervor. Denn das Terpentinöl, welches der wichtigste Bestandtheil des Harzes bildet, wenigstens so lange dies noch in den ungeöffneten Harzkanälen der Bäume liegt, ist die kohlenstoffreichste Substanz des Baumes, und bedarf also, wie Frank in seinem vorzüglichen Handbuche der Pflanzenkrankheiten hervorhebt[2]), zu seiner Bildung relativ viel grösserer Mengen der gewöhnlichen assimilirten Bildungsstoffe, (vorwiegend des Zuckers), aus denen es durch eine vielleicht lange Reihe chemischer Umsetzungen entsteht. Oder mit anderen Worten, es werden für einen bestimmten Gewichtstheil Harz, viele mal grössere Gewichtstheile zugeführter organischer Nährstoffe verwendet.

Genau dasselbe lehren uns die Erfahrungen der Praxis. Denn wenn das Harz als ein nutzloser Auswurfsstoff in den Harzbehältern abgelagert würde, so würde es für die Pflanze offenbar gleichgültig, wenn nicht vortheilhaft sein, wenn die Sekrete durch Verwundungen aus den Behältern entleert würden, sie würden darunter aber keineswegs leiden können. Eine auch nur oberflächliche Betrachtung der bei der Harzgewinnung im Grossen gewonnenen Erfahrungen zeigt uns aber sogleich, dass dem nicht so ist. Denn die Vegetation der Bäume wird durch diesen Prozess in hohem Grade geschwächt; der Holzzuwachs soll sich in manchen Fällen

1) Ueber die Berechtigung der Bezeichnung „Harz", sowie über die chemischen Verbindungen, welche die mit diesem Namen belegten, oft sehr komplizirten Stoffgemenge zusammensetzen, vergl. Wiesner, die technisch verwendeten Gummiarten, Harze und Balsame, und Wiesner, die Rohstoffe des Pflanzenreichs.

2) Frank, Die Krankheiten der Pflanzen I, 1881, S. 82.

sogar um etwa ein Drittel vermindern. Auch darf man mit dem Harzen erst im 20.—25. Lebensjahre des Baumes anfangen, weil jüngere Bäume den Verlust noch nicht zu ertragen im Stande sind. Wird die Harzgewinnung ohne Schonung des Baumes vorgenommen, so geht dieser darunter meist in 4—5 Jahren ganz zu Grunde, während bei einer vorsichtigen Behandlung während sechszig bis achtzig Jahren aus demselben Baume mit Vortheil Harz gezapft werden kann. Diese und zahlreiche ähnliche Erfahrungen weisen mit Bestimmtheit darauf hin, dass ein bedeutender Harzverlust dem Baume nachtheilig ist, während ein mässiger Verlust allmälig ersetzt wird [1]. Es ist also klar, dass den Bäumen bei dieser Operation keine nutzlosen oder schädlichen Bestandtheile, sondern wichtige Substanzen, auf deren Herstellung ein bedeutender Theil der assimilirten Nährstoffe verwendet wird, entzogen werden.

Die Erfahrungen der Praxis lehren uns auch, dass der Harzfluss der Nadelbäume nicht etwa als eine Krankheit zu betrachten ist, wie z. B. die Gummikrankheit der *Kirschen* und einiger anderer Laubhölzer. Denn in diesen Fällen greift die Gummibildung nach eingetretener Verwundung immer weiter um sich herum, wodurch sie häufig dem Leben gefährlich wird. Bei den Nadelhölzern muss man aber, grade umgekehrt, um den Harzfluss im Gange zu erhalten, die Wundflächen während der Zeit der Harzgewinnung alle zwei bis drei Tage erneuern, da sie sich sonst schliessen. Uebrigens ist es allgemein bekannt, dass die Gummikrankheit auf einen Desorganisationsprozess der verschiedensten Gewebe beruht, während die Harzbildung bei den Coniferen in besonders dazu ausgebildeten Organen stattzufinden pflegt.

Die Bildung des Harzes ist somit ein normaler und im Leben der Pflanze sehr wichtiger Prozess; die Bäume müssen offenbar von dem Besitze dieses Harzes wichtige Vortheile haben. Es fragt sich also, welcher Natur diese Vortheile sind? In dieser Richtung bieten uns nun die Befunde der anatomischen Untersuchungen eine wichtige Belehrung. Denn sie zeigen uns, dass das Harz, wo es in allseitig geschlossenen Behältern liegt, keine weitere Verwendung findet [2], dass es bis zum Tode der Organe unverändert liegen bleibt.

---

1) Aus der umfangreichen Literatur über diesen Gegenstand citire ich: Schacht, der Baum, S. 334; Mohl, Bot. Ztg. (1859), S. 341; Oser in der Allg. Forst- und Jagdzeitung (1874), referirt im Bot. Jahresbericht II. S. 976; Würtz, Dict. de Chemie II, S. 318 und Frank, die Krankheiten der Pflanzen I, S. 76 ff.

2) de Bary, vergl. Anatomie S. 142.

An dem aufbauenden Stoffwechsel, ja im Allgemeinen, an den normalen Vorgängen des Lebens, betheiligt es sich also nicht.

Dagegen ist es allgemein bekannt, dass das Harz der Nadelhölzer aus Wunden als eine zähe, dickflüssige Masse hervorquillt, welche an der Luft allmählig erhärtet. In jedem Tannenwalde kann man diese Erscheinung beobachten, und häufig sehr bedeutende Harzmengen an den Wunden angehäuft sehen. Oft sind grosse Schälwunden ganz mit einem dünnen, aber meist stellenweise stark verdickten Harzüberzuge bedeckt. Das Harz überzieht aber nicht nur die Oberfläche, sondern dringt auch in das Innere des entblössten Holzes vor, wo es die Höhlungen der Zellen ausfüllt, und ihre Wandungen durchdringt. Und diese Tränkung der Zellhäute mit Harz ist eine so vollständige, dass letztere dadurch in sehr vollkommener Weise gegen die schädlichen Einwirkungen der Atmosphäre und zumal gegen Fäulniss geschützt werden. In dieser Weise bildet die natürliche Bedeckung der Wunden mit Harz bei den Coniferen eines der vorzüglichsten Mittel zur Konservirung des entblössten Gewebes [1]). Frank, der in seinen bereits oben erwähnten Handbuche die Harzabsonderung sehr ausführlich schildert, betont an mehreren Stellen die Vortheile, welche diesen Bäumen aus der Harzsecretion an den Wunden erwachsen, und vergleicht diese Bedeckung mit der künstlichen Theerung, welche bei Laubhölzern zur Konservirung des Holzes nach dem Abhauen dickerer Aeste allgemein angewandt wird, — welche aber, wie die Erfahrung der Praxis gelehrt hat, bei Nadelhölzern völlig überflüssig ist; bei dieser Gelegenheit nennt er das Harz ,,eine natürliche Wundsalbe von vorzüglicher Wirkung" [2]).

Es entsteht also die Frage, ob die Bedeutung des Harzes in seiner Betheiligung an der Heilung von Wunden zu suchen sei. Um auf diese Frage eine Antwort zu erhalten wollen wir einerseits die Kanäle untersuchen, welche das Harz enthalten, andererseits aber die besonderen Eigenschaften dieses Produktes selbst in Betracht ziehen.

Wir fangen mit einer Betrachtung des Vorkommens und der Verbreitung der Harzbehälter an.

Die Harzgänge im Holz und in der Rinde der Coniferen, können, je nach ihrer Richtung, in horizontale und vertikale unterschieden

1) Frank, Die Krankheites der Pflanzen I, S. 83.
2) l. c. S. 159.

werden. Die Lage und Verbreitung der ersteren [1]) spricht sehr deutlich zu Gunsten der soeben ausgesprochenen Vermuthung. Sie verlaufen in den Markstrahlen, z. B. bei der *Fichte*, der *Lärche* und der Kiefer, und zwar gewöhnlich nicht in allen, sondern nur in besonderen Strahlen, welche sich von den übrigen schon durch bedeutendere Dicke unterscheiden. Im Holze sind diese Gänge meist sehr eng, ihre Fortsetzungen in der Rinde sind aber gewöhnlich stark erweitert, und somit viel reicher an Harz. Sie stehen weder untereinander, noch auch mit den vertikalen Kanälen in Verbindung. Durch Schälwunden werden sie selbstverständlich stets in grosser Zahl geöffnet, und tragen deshalb in ganz vorzüglicher Weise zur Bedeckung solcher Wunden bei.

Die vertikalen Harzgänge des Holzes und der Rinde verlaufen stets auf weite Erstreckungen, stehen unter sich mehrfach in Verbindung und liefern dadurch bedeutende Harzmengen, welche die Ränder von Schälwunden, und alle in die Rinde und das Holz quer eindringenden Wunden zu bedecken pflegen. Sie entstehen bei *Pinus sylvestris* [2]) in dem Kambium aus je einer einfachen Zellenreihe. Im Querschnitt wachsen diese Mutterzellen rasch zu erheblicher Grösse heran, füllen sich dabei reichlich mit Protoplasma, und drücken das umliegende Gewebe zusammen. Aus der Theilung dieser Mutterzellen entstehen die späteren Wandzellen des Harzganges, das sogenannte Epithelium, und zwar finden diese Theilungen in der Rinde viel häufiger statt als im Holze, wodurch die Wand der Gänge in ersterer aus zahlreicheren Zellen besteht als in letzterem. Die Wandzellen behalten auch noch in späteren Zeiten ein lebenskräftiges Protoplasma. Das Epithelium der Harzkanäle des Holzes ist ferner von einer Schicht zwar gestreckter aber dünnwandiger und nicht oder nur unvollständig verholzter Zellen umgeben, welche nach Frank den Druck entwickeln, unter dem das Harz auch hier steht, und dem zu Folge es aus frischen Wunden ausfliesst.

Die zentrale Höhlung im Harzkanal, welche das Produkt der secernirenden Zellen enthält, entsteht in den erwähnten Fällen einfach durch Auseinanderweichen dieser Zellen. Doch kommt es im älteren Holze der Kiefer häufig vor, dass das Epithelium sammt

---

1) Mohl, Bot. Ztg. (1859), S. 359; Frank, Die Krankheiten der Pflanzen S. 77; de Bary, vergl. Anatomie S. 505.

2) Frank, Die Intercellularräume S. 118 ff.

der umgebenden dünnwandigen Schicht zerstört wird, wodurch der mit Harz erfüllte Raum bedeutend an Grösse zunimmt. Bei anderen Coniferen (*Thuja occidentalis*) entstehen die Harzgänge im Holze ganz oder doch grösstentheils durch Zerstörung und Auflösung von Zellen.

In der Rinde mancher Nadelhölzer entstehen später, nach Mohl's ausführlicher Beschreibung 1), noch eigenthümliche harzführende Höhlungen, so z. B. die grossen linsenförmigen Harzbeulen, welche sich an mittelwüchsigen Stämmen der *Weisstanne* bilden, und sich als Erweiterungen der vertikalen Harzgänge darstellen; sie liefern einen bedeutenden Theil des von diesen Bäumen gewonnenen Terpenthins, werden aber nachträglich durch die Peridermbildung abgestossen, und nicht erneut. In mehrjährigen Trieben entstehen häufig kleine, kugel- oder linsenförmige, sogenannte Harzlücken, welche aber zu klein sind, um Harzfluss entstehen zu lassen.

Auch im Holze beobachtet man nicht selten ähnliche, meist ziemlich grosse, harzerfüllte Lücken, welche den Namen Harzdrüsen oder Harzgallen führen 2). Sie liegen zumal im Fichtenholz innerhalb eines einzigen Holzringes, im Frühjahrsholze, während das Herbstholz des betreffenden und des vorhergehenden Jahresringes völlig normal ist. Sie bestehen aus einem eigenthümlichen Holzparenchym, welches ein oder mehrere grosse, ganz mit Harz erfüllte Lücken umgiebt, und deren Zellen isodiametrisch, also sehr unregelmässig gestaltet sind. Die dem Harze am nächsten liegenden Zellen zeigen alle Uebergänge in dieses, d. h. sie sind mit solchem erfüllt, und ihre Membrane mehr oder weniger in Auflösung begriffen. Ob dieses Holzparenchym als solches vom Kambium aus gebildet ist oder erst nachträglich entstanden, ist noch unbekannt. Bisweilen erreichen diese Bildungen einen solchen Umfang, dass sie sich durch das ganze Frühlingsholz eines Jahrringes erstrecken, wodurch dann die inneren Holztheile sich aus abgeschnittenen Aststücken als runde, glatte, mit Harz überzogene Cylinder herauslösen.

In wie weit die zuletzt beschriebenen, nachträglichen oder abnormalen Harzbildungen vielleicht mit Verletzungen im ursächlichen Zusammenhang stehen, ist noch unbekannt. Dagegen steht es fest, dass Verwundungen nicht nur ein Ausfliessen von Harz

---

1) Mohl, Bot. Ztg. (1859). Nr. 39 und 40.
2) Vergl. Frank, Die Krankheiten S. 83.

aus den bereits vorhandenen Harzbehältern zur Folge haben, sondern auch zur Bildung zahlreicher neuer Harzgänge in dem sich um die Wunde neu bildenden Holz- und Rindengewebe Veranlassung geben. Ratzeburg („Die Waldverderbniss") fand, dass die nach einer Verwundung sich bildenden Holzschichten mehr Harzkanäle enthalten als das normale Holz desselben Baumes; sehr schön zeigt sich dieses in den Ueberwallungsschichten, welche zumal bei der *Lärche*, oft äusserst reich an Harzgängen sind, während sich in der Rinde dieser Ueberwallungen häufig grössere, mit Harz erfüllte Räume, die sogenannten Harzbeulen fanden. Auch Entästungen haben ähnliche Folgen, und auch die abnormen Holzbildungen, welche sich in Folge der Einwirkungen verschiedenartiger Insekten bilden, zeigen dieselbe Erscheinung; in letzterem Falle soll sogar auch in älterem Holz die Zahl der Harzgänge sich vermehren [1]).

Auch künstlich kann man die Entstehung neuer Harzkanäle veranlassen, wenn man wachsende Stämme und Aeste in geeigneter Weise verwundet. Es ist dabei weder nothwendig dem Baum tiefe, noch auch grosse Wunden beizubringen; eine einfache, durch die Rinde und das Kambium bis in die äussere Holzschichte dringende Einschneidung reicht in manchen Fällen hin, um in dem Holze, welches sich nach der Operation seitlich von der Wunde bildet, zahlreiche meist regelmässig gebildeten Harzgänge entstehen zu lassen. Ich beobachtete dieses z. B. in dem Wundholze, welches zwischen radialen Einschnitten, die ich im Jahre 1872 in einem starken Aste von *Abies nigra* gemacht hatte, entstanden war; die neuen Harzgänge lagen hier in einer, mit den Jahresringen konzentrischen Schichte, und zwar sehr zahlreich und in kurzen Entfernungen von einander [2]).

Diese letzteren Beobachtungen weisen mit solcher Bestimmtheit auf eine Beziehung zwischen dem Harze und den Verwundungen hin, dass sie schon an sich auf die Vermuthung führen könnten, die Rolle des Harzes sei in seiner konservirenden Wirkung auf entblösste Gewebe zu suchen. In Verbindung mit den übrigen angeführten Verhältnissen zeigen sie, dass die ganze, so äusserst komplizirte Bildung von Harzgängen und sonstigen Harzbehältern diesem Zwecke in vorzüglichster Weise angepasst ist.

Dasselbe lehrt uns eine detaillirte Betrachtung der Eigenschaf-

---

1) Eine gedrängte Uebersicht dieser Erscheinungen giebt Frank, Die Krankheiten der Pflanzen S. 79—80.

2) Vergl. auch Opera IV, S. 121.

ten der in diesen Behältern abgeschiedenen Sekrete. Diese enthalten nicht sowohl selbst Harz, als vielmehr gewisse Verbindungen, welche weiterhin, durch den oxydirenden Einfluss der Luft, verharzen 1). Nach der herrschenden Auffassung 2) entsteht das Sekret in den Pflanzen in der Form von Terpentinöl, deren Hauptbestandtheil aus Kohlenwasserstoffen von der Zusammensetzung der Terpene ($C^{10} H^{16}$) besteht. Durch Einwirkung des Sauerstoffes der Luft oxydiren sich diese allmählig zu Harz, und dem zu Folge bilden die aus den Wunden fliessenden Sekrete meist sehr wechselnde Gemenge von Terpentinöl und Harz. Wenn solche Gemenge ziemlich dünnflüssig sind, führen sie den Namen Terpentin, sind sie dickflüssiger, und also harzreicher, so pflegt man sie Balsame zu nennen, während sie erst als Harz zu bezeichnen sind, wenn sie schon völlig in den festen Zustand übergegangen sind 3). Aus frischen Wunden fliesst reines Terpentinöl oder ein hauptsächlich aus solchem bestehendes Terpentin; der Ueberzug, den es auf der Wunde bildet, erhärtet mit der Zeit immer mehr zu Harz 4). Eine zweckmässigere Anpassung an die Erfordernisse der Wundenheilung lässt sich kaum denken.

Eine weitere Adaptation an denselben Zweck bietet uns die Tränkung absterbender oder abgestorbener Holzpartien mittelst Harz. Dieser Gegenstand wurde bereits 1859 ausführlich von Mohl 5) studirt. Er fand zwar in den belebten Theilen des Holzkörpers unserer Nadelhölzer das Harz auf die Harzkanäle beschränkt, erwähnt aber zugleich, dass dieses in den älteren Jahresringen keineswegs mehr der Fall sei. In diesen kommt es auch als infiltrirte Substanz vor, welche die Zellmembranen durchdringt, stellenweise die Höhlungen der Zellen vollständig ausfüllt und sich in den Spalten des Holzes ansammelt. Es kommt dieses sowohl bei denjenigen Arten vor, welche im Holze reichlich Harzkanäle besitzen, als auch bei solchen, deren Harzgänge nur in der Rinde verlaufen, wie solches die Weisstanne (*Abies pectinata*)

---

1) Hlasiwetz in Wiesner's: Die technisch verwendeten Gummiarten, Harze und Balsame (1869), S. 72.

2) Frank. Die Krankheiten S. 75.

3) Franchimont. De terpeenharsen, Leiden 1871. Vergl. auch Wiesner. Die Rohstoffe (1873), S. 64.

4) Frank, l. c. S. 76.

5) Mohl. Ueber die Gewinnung des venetianischen Terpentins. Bot. Ztg. (1859), S. 340.

lehrt. Bei ersteren Arten pflegt die Tränkung aber eine allgemeine, bei letzteren dagegen eine lokalbeschränkte zu sein.

In weit höherem Grade findet diese Infiltration in den abgehauenen Stöcken (z. B. bei der *Föhre*) und in den abgestorbenen im Stammholz steckenden Ueberresten von abgestorbenen Aesten, ja sogar in dem unteren Ende noch lebenden älteren Aeste statt. Dasselbe ist überall da der Fall, wo die Lebensthätigkeit durch innere oder äussere Verletzungen herabgesetzt wurde. So ist es eine allgemeine Erfahrung, dass das Holz der für die Harzgewinnung verwendeten Bäume in der Nähe der gemachten Wunden einen Theil des aus den Harzkanälen hervorgepressten Sekrets in sich aufnimmt und dadurch verharzt. Man nennt diese mit Harz getränkte Partie des Holzes, sowohl im normalen Kernholze, als die in Folge von Verwundungen infiltrirten Gewebemassen, Kienholz.

Nach Mohl's Angaben wird die Tränkung des Holzes mit Harz in erheblicher Weise durch Wasserverlust gefördert, ja die Infiltration soll im Allgemeinen um so rascher stattfinden, je ärmer das Holz an Feuchtigkeit ist [1]). Ein vollstäniges Austrocknen ist dagegen keineswegs erforderlich, wie dieses aus einigen Versuchen Hofmeister's hervorgeht, welche zeigen dass verschiedenartige Zellhäute (z. B. Zellen des *Fichten*holzes, die Exinen der Pollenkörner), wenn sie mit Wasser durchtränkt, aber nicht gesättigt, in ätherische Oele gebracht werden, diese begierig aufnehmen und dabei einen Theil ihres Imbibitionswassers in Tropfenform austreten lassen [2]). Da nun das Sekret der sogenannten Harzkanäle anfangs ebenfalls ein ätherisches Oel ist, so lassen sich die Ergebnisse dieser Versuche ohne Zwang zur Erklärung des in dem Holze der Coniferen stattfindenden Vorganges anwenden.

Es ist wohl ohne nähere Begründung einleuchtend, dass die Tränkung der älteren, oder in Folge von Verwundungen absterbenden Holzparthien mit Harz, zumal bei tieferen Wunden, den Holzkörper in vorzüglichster Weise gegen Fäulniss und sonstige schädliche Einwirkungen der Atmosphäre schützen wird.

Fassen wir die Ergebnisse der obigen Ausführung kurz zusammen, so dürfen wir sagen, dass durch die weitere Verbreitung der Harzkanäle im Baumkörper, durch das allmählige Hervorpressen ihres Inhaltes aus frischen Wunden, sowie durch die merkwürdi-

---

1) Mohl, l. c. S. 340, 341.

2) Hofmeister. Die Pflanzenzelle S. 226.

gen chemischen Eigenschaften dieses Sekretes und eine Reihe weiterer Anpassungen, die Bedeckung zufälliger Wunden, und deren Schutz gegen Fäulniss und sonstige Schäden in so vollkommener Weise als nur irgend möglich gesichert ist. Die vorsichtigste künstliche Behandlung von Wunden bei Laubhölzern kann diesen natürlichen Prozess der Wundheilung kaum übertreffen. Und wie wichtig die Heilung von Wunden für das Pflanzenleben ist, lehren uns die grossen Schäden, welche so manchen Laubhölzern, denen das Vermögen der Heilung fehlt, aus ihnen erwachsen. Bedenken wir dabei, dass die Nadelhölzer auf die Herstellung des Harzes ganz erhebliche Mengen assimilirter Nährstoffe verwenden, und dass dieses Sekret beim Ausbleiben von Verwundungen, ohne jede weitere Verwendung in den Kanälen unthätig liegen bleibt, so scheint der Schluss wohl erlaubt, dass die Funktion dieser Kanäle und ihres Produktes in der Betheiligung an der Heilung von Wunden zu suchen sei.

III. Die Bedeutung der mit dem Koniferenharze verwandten Säfte anderer Pflanzen.

Nachdem wir nun im Vorhergehenden die Bedeutung des Harzes bei den Koniferen für das Bedecken der Wunden, sowie für das Abschliessen der entblössten Theile von der Aussenwelt kennen gelernt haben, wollen wir uns die Frage vorlegen, ob eine ähnliche Bedeutung auch den physiologisch mit diesem Harze verwandten Sekreten den übrigen Pflanzen zukommt. Die Säfte, welche hierbei in Betracht kommen, sind also die bereits oben genannten: Harze, Gummiharze, Balsame, Schleim, Gummi und Milchsaft. Dagegen sind die ätherischen Oele, welche sich nicht durch die Einwirkung der Luft in Harze verwandeln, und vorwiegend diejenigen, denen so viele Blätter und Früchte ihren Wohlgeruch verdanken, von unserer Betrachtung ausgeschlossen.

Unter den namhaft gemachten Sekreten verdient der Milchsaft insofern noch besonders erwähnt zu werden, als er nur zum Theil hierher gehört. Sachs 1) hat die wichtigsten Bestandtheile des Milchsaftes in zwei Gruppen getrennt, deren Eine die Nährstoffe, die Andere aber die Auswurfsstoffe, also den Kautschuk, das Harz und das Wachs umfasst. In diesen letzteren Stoffen liegt die physiologische Verwandtschaft des Milchsaftes mit den übrigen, uns hier beschäftigenden Sekreten, sie bilden also, neben einigen anderen, im nächsten Abschnitt zu erwähnenden Bestandtheilen, denjenigen

1) Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie S. 380.

Theil des Milchsaftes, der hier allein in Betracht kommt. Was die Nährstoffe anlangt, diese sind von unserer Betrachtung zunächst ausgeschlossen; was über sie für unsereren Gegenstand wichtig ist, soll im nächsten Abschnitte noch kurz zusammengestellt werden. Auch die zahlreichen anderen Körper, welche häufig in den Milchsäften vorkommen, wie z. B. die Alkaloide und andere giftige Verbindungen, stehen zu unserer Frage offenbar in keiner Beziehung. Ich möchte aber hervorheben, dass alle diese Stoffe darauf hinweisen, dass diesem Safte nicht nur eine einzige, sondern vielleicht sehr verschiedenartige Funktionen zukommen. Unter diesen soll aber nur jene, welche sie kraft ihrer Verwandtschaft mit den übrigen namhaft gemachten Sekreten besitzt, hier näher untersucht werden. Die übrigen schliessen wir von unseren Betrachtungen völlig aus.

Nachdem wir die zu behandelnde Gruppe von Nebenprodukten des pflanzlichen Stoffwechsels nun genau umschrieben haben, wollen wir uns für sie zunächst dieselben Vorfragen stellen, welche wir bei der Behandlung des Koniferenharzes beantwortet haben, und also zunächst erwägen, ob diese Stoffe als Auswurfsstoffe oder als solche Produkte zu betrachten sind, welche eine wichtige Rolle zu erfüllen haben.

Betrachtet man die weite Verbreitung dieser Sekrete, ihre oft sehr komplicirte chemische Zusammensetzung, die hohe anatomische Ausbildung, welche ihre Behälter in so vielen Fällen erlangt haben, und endlich die erheblichen Mengen von Nährstoffen, welche zu ihrer Herstellung erforderlich sind, so ist es unmöglich zu zweifeln, dass die Pflanzen von ihrem Besitze irgend welche wichtige Vortheile haben müssen. Denn nach den jetzt allgemein herrschenden Anschauungen findet die Ausbildung von bestimmten Eigenschaften und Organen in der Reihe der Generationen nur unter dem Einflusse der natürlichen Zuchtwahl im Kampfe um's Dasein statt; nur solche Eigenschaften, welche ihren Besitzern in diesem Kampfe einen merklichen Vortheil sichern, können zur weiteren Entwickelung gelangen. Umgekehrt darf man also aus einem so hohen Grade der Differenzirung, wie er uns hier in vielen Fällen entgegentritt, mit Sicherheit auf wichtige Vorzüge im Kampfe um's Dasein, und also auf einen bedeutenden Nutzen für die betreffenden Arten schliessen.

Dieser Nutzen muss aber offenbar ganz eigener Art sein, wie daraus hervorgeht, dass die betreffenden Sekrete, wenngleich im Pflanzenreich sehr weit verbreitet, doch keineswegs allen Pflanzen

ohne Ausnahme zukommen. Denn bei den Thallophyten werden sie nur selten beobachtet (so z. B. bei *Lactarius* unter den Hutpilzen), und auch unter den höheren Pflanzen fehlen sie manchen Arten, ja sogar manchen Familien. So z. B. den *Palmen*, *Cyperaceen* und *Gramineen*, manchen *Cruciferen* und *Ranunculaceen* u. s. w. [1]). Man darf demnach vermuthen, dass sie ihre Rolle unter solchen Umständen spielen, welche bei einigen Pflanzen häufiger und regelmässiger eintreten als bei anderen.

Ist nun aber diese Rolle bei allen Mitgliedern unserer Gruppe dieselbe, und haben wir also wirklich Recht sie als physiologisch verwandte Gebilde zu betrachten? Eine definitive Antwort auf diese Frage wird uns die im nächsten Abschnitt vorzunehmende Prüfung der Eigenschaften dieser Sekrete geben; jetzt wollen wir aber auf einem anderen Wege eine Antwort zu gewinnen suchen. Wir wenden uns dazu an die Ergebnisse der vergleichend-anatomischen Untersuchungen über diesen Gegenstand. Diese lehren uns, dass die erwähnten Sekrete keineswegs scharf von einander getrennte Produkte darstellen, sondern im Gegentheil durch so zahlreiche Zwischenstufen und Uebergangsformen verbunden sind [2]), dass es in vielen Fällen sehr schwierig hält, bestimmte Grenzen zwischen den wichtigsten Mitgliedern der Reihe anzugeben. Die sogenannten Gummiharze umfassen eine ganze Reihe solcher Zwischenglieder, welche ganz allmählig von dem ächten Gummi zu dem eigentlichen Harze überführen, und also die beiden am weitesten verschiedenen Produkte unserer Gruppe direkt vereinigen. Noch weit mannichfaltiger sind die zahlreichen Uebergänge zwischen den klaren Gummilösungen und dem von zahlreichen kleinen Körnchen milchigweiss getrübten Milchsafte. Es würde uns zu weit führen, alle diese Zwischenstufen hier namhaft zu machen, und es darf dies auch als völlig überflüssig betrachtet werden, da man ja in den betreffenden Abschnitten von de Bary's Vergleichender Anatomie vollständige Belehrung über diesen Gegenstand findet.

Ein zweites Ergebniss der anatomischen Forschungen, welches sehr deutlich für die Auffassung unserer Gruppe als eines zusammengehörigen Ganzen spricht, bildet der Satz von der wechselseitigen Vertretung der einzelnen Glieder der Gruppe. Nur in sel-

1) de Bary, l. c. S. 144.

2) Vergl. z. B. Meyen, Physiologie II, S. 388 und 492; und de Bary, Vergl. Anatomie S. 154.

tenen Fällen kommen zwei von diesen Sekreten in derselben Pflanze vor, und häufig geht diese gegenseitige Ausschliessung soweit, dass ganze Familien nur eins dieser Nebenprodukte erzeugen. Häufig findet man bei verwandten Arten oder Familien in dem einen Falle dieses, in dem anderen Falle jenes Glied unserer Gruppe ausgebildet, und es weist dann die ganze Art des Vorkommens auf eine gleiche physiologische Bedeutung, auf eine Wechselvertretung hin. Einzelne Beispiele mögen dieses näher erläutern. Unter allen *Compositen* sind die *Cichoraceen* von den übrigen ausgezeichnet durch den Besitz der Milchsaftröhren und den Mangel der den übrigen *Compositen* zukommenden Oelgänge; nur bei *Scolymus* kommen beide Organe zur Ausbildung [1]). Bei bestimmten *Aroideen* und *Musaceen* stehen, genau an der Stelle, wo bei den übrigen Gattungen dieser Familien Milchröhren gefunden werden, statt dieser Reihen von geschlossenen Zellen mit milchig trübem Inhalt, welche de Bary als Gummiharzschläuche bezeichnet [2]). Auch wenn man von diesen beiden Familien absieht, steht die Thatsache fest, dass alle mit Milchsaftröhren versehenen Pflanzen keine anderen inneren Sekretbehälter besitzen [3]). In der, der Mehrzahl ihrer Angehörigen nach mit Milchröhren versehenen *Artocarpeen* Gruppe fehlen diese bei *Conocephalus naucleiflorus* und kommen dafür diesen Pflanzen schleimführende Schläuche und Lücken zu [4]). Schliesslich sei noch an die Gummigänge der *Cycadeen* erinnert, welche wohl allgemein als den Harzgängen der Coniferen homologe Gebilde betrachtet werden, und dadurch die Zusammengehörigkeit der beiden entferntesten Glieder unserer Reihe, wenigstens für einen bestimmten Fall, darthun. Alle diese Thatsachen weisen mit Bestimmtheit auf eine gleiche oder wenigstens nahe verwandte physiologische Bedeutung hin.

Aber die erwähnten Sekrete stimmen unter einander noch in einem anderen, sehr auffallenden Punkte überein, der uns gleichzeitig über die Rolle, welche sie in der Oekonomie des Pflanzenlebens spielen können, wichtige Belehrung bietet. Denn im normalen Lebensprozesse werden sie aus ihren Behältern nie wieder in den Kreis des Stoffwechsels zurückgeführt, sind also aus diesem Stoffwechsel vollständig ausgeschlossen [5]). Dazu kommt, dass sie, so lange sie in

1) de Bary, Vergl. Anat. S. 143.
2) de Bary, l. c. S. 153.
3) de Bary, l. c. S. 143.
4) de Bary, l. c. S. 143.
5) Es braucht hier wohl nicht nochmals daran erinnert zu werden, dass

den Behältern liegen, völlig unthätig sind, und keine irgendwie für das Pflanzenleben wichtige Aenderungen erleiden. So lange die Behälter geschlossen sind, sind ihre Produkte also einfach als völlig nutzlos zu betrachten. Es erübrigt also nichts Anderes, als zu vermuthen, dass sie, genau so wie das Harz der Coniferen, für die Pflanze gerade in dem Augenblicke nützlich werden, als ihre Behälter durch zufällige Umstände, also durch Verwundungen geöffnet werden.

Hier trifft uns nun aber eine andere Eigenschaft dieser Säfte, welche sich gerade unter den erwähnten Umständen geltend macht. Ich meine die Thatsache, dass alle diese Säfte unter einem gewissen Druck stehen, der es verursacht, dass sie, wenn ihre Behälter durch irgend eine Wunde geöffnet werden, ausnahmslos aus diesen hervortreten und sich auf die Wundfläche ergiessen. Wir sehen hierin nicht nur eine weitere Uebereinstimmung zwischen den einzelnen fraglichen Säften, sondern zugleich eine, wenigstens vorläufige Bestätigung der soeben aufgestellten Vermuthung, dass sie bei Verwundungen eine Rolle zu spielen haben.

Aus den mitgetheilten Betrachtungen glaube ich also schliessen zu dürfen, dass die fraglichen Sekrete eine Gruppe von Nebenprodukten von physiologisch gleicher oder doch nahe verwandter Bedeutung bilden, und dass sie erst dann, wenn sie sich aus Wunden ergiessen, den Pflanzen nützlich werden. Wir wollen also jetzt untersuchen, durch welche Eigenschaften und in welcher Weise sie bei solchen Gelegenheiten Nutzen gewähren können.

IV. Die Eigenschaften der bei Verwundungen ausfliessenden Säfte.

Es ist selbstverständlich, dass ich hier keine eingehende Behandlung dieses so reichhaltigen Gegenstandes geben kann, ich werde mich vielmehr auf eine gedrängte Uebersicht der wichtigsten derjenigen Thatsachen beschränken müssen, welche zu der oben behandelten Frage über die Rolle dieser Säfte in naher Beziehung stehen.

Schon mehrfach wurde erwähnt, dass ich zu den hier behandelten Absonderungsprodukten folgende rechne: Schleim und Gummi; Harze, Balsame und Gummiharze, und schliesslich den Milchsaft. Schleim und Gummi sind sowohl physiologisch, als auch

wir vom Milchsaft hier nur jenen Theil betrachten, der die sogenannten Auswurfsstoffe umfasst, die Nährstoffe aber ausser Acht lassen.

chemisch nahe verwandt, obgleich sie in anatomischer Beziehung, namentlich in Hinsicht auf ihre Entstehungsweise, bedeutende Verschiedenheiten zeigen können. In derselben Weise bilden die Harze, Balsame und Gummiharze eine Gruppe verwandter Bildungen, welche aber in den Gummiharzen, zahlreiche Uebergänge zu der ersterwähnten Gruppe einerseits, und andererseits zum Milchsaft enthält. Diese Uebergänge, deren ausführliche Beschreibung uns hier zu weit führen würde, und welche auch noch vielfach einer genaueren Untersuchung bedürfen, bestehen in mehr oder weniger milchigen Emulsionen von fein zertheiltem Harz, oder kleinsten Körnchen harzbildender Stoffe in einer meist dünnen, wässrigen Lösung von Gummi, daher der Name „Gummiharze". Die Harze entstehen häufig nicht direkt als solche in den Pflanzen, sondern bilden sich erst unter dem Einflusse der Luft aus anderen Verbindungen, meist wohl aus ätherischen Oelen; wie wir solches für die Coniferen im ersten Abschnitt beschrieben haben. Die Balsame sind flüssige Gemenge von ätherischen Oelen und Harzen, mit letzteren also äusserst nahe verwandt.

Schleim und Gummi quellen aus frischen Wunden als eine zähe, meist wasserhelle Gallerte hervor, welche in Wasser, wie wir unten sehen werden, einen fast undurchdringlichen Ueberzug bilden kann, an der Luft aber mehr oder weniger erhärtet. Harze (Terpentin) und Balsame fliessen als zähe Flüssigkeiten aus den verletzten Theilen, und verwandeln sich an der Luft, unter Aufnahme von Sauerstoff, in feste, anfangs sehr zähe, später häufig spröde Massen. Gummiharze verhalten sich selbstverständlich wie Gemenge von Gummi und harzbildenden Stoffen. Der Milchsaft, endlich, erstarrt an der Luft, wie wir bald ausführlich beschreiben werden, in höchst eigenthümlicher Weise. Alle die oben genannten Säfte bilden also auf Wunden zähe, an der Luft mehr oder weniger erhärtende Ueberzüge, aber je nach ihren chemischen Eigenschaften findet dieser Uebergang in den festen Zustand durch sehr verschiedene Mittel statt.

Es ist vom physiologischen Standpunkte wichtig, dass, gleichwie die chemische Zusammensetzung, so auch die morphologische Entstehungsweise eine sehr verschiedene sein kann. Am auffallendsten ist dieses wohl für das Gummi und den Schleim. Ich erinnere nur an die Thatsache, dass der Schleim der *Malvaceen*, *Laurineen* und *Cactaceen* ein Umwandlungsprodukt der inneren Schichten der Membran der betreffenden Zellen ist, während der Schleim der *Orchis*knollen, und wohl auch der dei Raphiden so häufig ein-

hüllende Schleim, im Innern des Protoplasma gebildet wird [1]). Auch darf hier auf die Auflösung der Zellhäute bei der Bildung mancher (der von de Bary sogenannten lysigenen) Gänge und Kanäle verwiesen werden, von welchen Zellhäuten wenigstens für viele Fälle angenommen wird, dass sie einen Theil des Sekretes liefern, während der grösste Theil auf anderer Weise entstanden ist.

Während die physiologische Bedeutung des Harzes, des Gummi und der mit diesen beiden am nächsten verwandten Sekrete in der Literatur unserer Wissenschaft stets in sehr untergeordneter Weise behandelt wurde, hat man dem Milchsafte von den frühesten Zeiten an eine grosse Aufmerksamkeit gewidmet, ja es ist diesem Safte im Anfange dieses Jahrhunderts eine so wichtige Bedeutung zugeschrieben worden, dass man ihn lange mit dem Namen „Lebenssaft" bezeichnet hat [2]). Seit langer Zeit sind diese Ansichten widerlegt, und heut zu Tage haben sie nur noch ein geschichtliches Interesse. Aber sie haben dazu beigetragen, dass zahlreiche Untersuchungen dem Milchsafte gewidmet wurden, und dass wir jetzt eine, obgleich noch keineswegs vollständige, doch in vielen Punkten brauchbare Kenntniss ihrer Zusammensetzung und ihrer Eigenschaften besitzen. Sehen wir zu, was diese Erfahrungen uns speziell über unseren Gegenstand, die Veränderungen des Milchsaftes beim Austreten aus Wunden, lehren.

Zunächst einiges über die Zusammensetzung im Allgemeinen.

Weiss und Wiesner untersuchten den Milchsaft einiger in Deutschland einheimischer *Euphorbia*-Arten, und fanden folgende quantitative Zusammensetzung [3]):

	Euphorbia platyphylla B. stricta. pCt.	*Euphorbia Cyparissias.* pCt.
Wasser	77,22	72,13
Harz	8,12	15,72
Gummi	2,15	3,64
Kautschuk	0,73	2,73
Zucker- und Extraktivstoffe	6,41	4,13
Eiweiss	2,53	0,14
Fett	1,33	—
Asche	1,51	0,98

1) Frank, in Pringsheim's Jahrbüchern. Bd. V.
2) Vergl. den ersten Abschnitt.
3) Weiss und Wiesner, in Bot. Ztg. 1861, S. 41, und 1862, S. 125.

Ausser den genannten Bestandtheilen fanden sie bei beiden Arten (in der Tabelle als Extraktivstoffe aufgeführt) noch ätherisches Oel, Stärkemehl, Weinsäure und einen Farbstoff, und bei *Euphorbia Cyparissias* ausserdem noch fettes Oel und Aepfelsäure. Beide Flüssigkeiten reagirten sehr schwach sauer.

Die genannten Bestandtheile sind theils in dem Safte gelöst, theils kommen sie darin als äusserst kleine Körnchen vor, wie das Harz, der Kautschuk und das Fett, theils in Form von Stäbchen (Stärke). Diese festen Bestandtheile sind bekanntlich die Ursache der weissen Farbe, die Flüssigkeit selbst ist wasserhell.

Vergleicht man aber mit diesen beiden Analysen andere, welche den Milchsaft anderer Pflanzen, oder auch die im Handel unter verschiedenen Namen vorkommenden eingetrockneten Milchsäfte betreffen, so überzeugt man sich bald, dass die Zusammensetzung dieser Säfte grossen Schwankungen unterliegt [1].

Ohne ausführlich auf diesen Gegenstand einzugehen, wollen wir nur folgendes hervorheben. Zunächst ist das Verhältniss der namhaft gemachten Bestandtheile je nach den Arten ein sehr verschiedenes. Dann aber kommen noch eine Reihe weiterer Stoffe in Milchsäften vor. So z. B. wachsartige Körper, welche wohl nur bei *Galactodendron utile* einen Hauptbestandtheil der festen Theilchen ausmachen [2]. Gerbstoff findet man im Milchsaft vieler *Aroideen*, von *Musa*, *Cichoraceen*, *Euphorbia Lathyris* [3]; Kalkmalat im Safte mehrerer *Euphorbien*. Alkaloide und sonstige giftige Stoffe sind bei den *Papaveraceen* und manchen anderen milchenden Pflanzen allgemein bekannt. Auch Fermente kommen im Milchsaft vor, als Beispiele führe ich das Papain im Safte von *Carica Papaya* [4], und das Ferment des Feigenbaumes an [5]. Schliesslich ist auch an die Farbstoffe mancher Milchsäfte zu erinnern [6].

Diese Aufzählung giebt uns eine Einsicht in die äusserst komplizirte chemische Zusammensetzung dieser Säfte, und weist uns mit

---

1) Vergl. Wiesner. Die Rohstoffe des Pflanzenreichs. Einige Analysen findet man auch in de Bary's vergl. Anat. S. 194 zusammengestellt.

2) Meyen, Physiologie I, l. c.; de Bary, Vergl. Anat. S. 193.

3) de Bary, l. c.; S. 192.

4) Würtz, Comptes rendus T. 90, S. 1379; ref. in Berl. Chem. Ber. 1880, Nr. 16, S. 2003.

5) Bouchut, Comptes rendus T. 91, S. 67; ref. in Berl. Chem. Ber. 1880, Nr. 15, S. 1880.

6) Weitere Einzelheiten findet man u. A. bei Faivre, Sur le latex du Murier blanc, Ann. Sc. nat. 5. Ser. X, p. 114—118.

Bestimmtheit darauf hin, dass auch ihre physiologische Bedeutung wohl keine einfache, oder in allen Fällen völlig gleiche sein wird. Doch haben wir hier nur eine ihrer Funktionen näher in's Auge zu fassen.

Sachs hat zuerst die wichtigsten Bestandtheile des Milchsaftes in zwei Gruppen geordnet, deren physiologische Bedeutung, wie ihre chemischen Eigenschaften uns lehren, eine durchaus verschiedene ist. Er betonte, dass die Milchsäfte stets sowohl assimilirte Bildungsstoffe, als auch Auswurfsstoffe, d. h. Verbindungen, welche für den Aufbau des Pflanzenkörpers keine weitere Verwendung finden, enthalten. Die wichtigsten Glieder der ersteren Gruppe sind das Eiweiss, die Stärke, der Zucker und das fette Oel, zur letzteren Abtheilung gehören dagegen vorzüglich Kautschuk, Harz und Wachs. Nach diesem Forscher kann es keinem Zweifel unterliegen, dass diesen beiden Gruppen eine ganz verschiedene Bedeutung beizumessen sei.

Betrachten wir nun die Auswurfsstoffe des Milchsaftes, so fällt es auf, dass sowohl Harz, als auch Kautschuk und Wachs, weiche, klebrige Körper sind, deren Theilchen leicht aneinander haften und sich zu grösseren Klümpchen oder zu Häuten zusammenballen können. Solches findet denn auch wirklich statt, sobald der Milchsaft aus Wunden hervortritt, wie wir sogleich näher beschreiben werden. Von den genannten Eigenschaften dieser Körperchen kann man sich nach Mohl leicht überzeugen, wenn man grosskörnige Milchsäfte (*Sambucus Ebulus, Musa*) zwischen Glasplättchen unter dem Mikroskop betrachtet; durch leises Verschieben der Glasplättchen sieht man, dass die Kügelchen halbweich und klebrig sind, aus einer fadenziehenden Substanz bestehen, und sich leicht durch Druck vereinigen lassen [1]). Kautschuk, Harz und Wachs zeigen, wenn man verschiedene Milchsäfte mit einander vergleicht, eine deutliche wechselseitige Vertretung, welche aber wohl nur in seltenen Fällen bis zum vollständigen Ausschluss eines oder zweier dieser Körper geht. Gewöhnlich pflegt aber eins von ihnen bedeutend im Uebergewicht zu sein, während die anderen mehr zurücktreten, obgleich Uebergänge keineswegs fehlen. Das Wachs, welches gewöhnlich nur einen sehr geringen Bestandtheil des Milchsaftes ausmacht, bildet beim Kuhbaume (*Galactodendron utile*) nach Boussingault und Rivero beinahe die Hälfte des ganzen Gewichtes [2]), während kaum Spuren von Kautschuk entdeckt wurden.

1) Mohl, Bot. Ztg. 1843, S. 555.

2) Meyen, Physiologie II, S. 406.

Bei den das Kautschuk des Handels liefernden Pflanzen [1]), bildet dieser Bestandtheil die Hauptmasse des in Wasser unlöslichen Theiles (*Hevea*, *Ficus* u. s. w.), während es nur in kleinen Quantitäten bei *Lactuca* und *Papaver* gefunden wurde [2]). In den Milchsäften der verschiedensten Dicotyledonenfamilien herrscht der Kautschuk vor, während die Harze bei den *Euphorbien*, aber auch im Opium vorherrschen. Beim Ausfliessen des Saftes aus Wunden verhalten diese einander vertretenden Körper sich aber im Wesentlichen in derselben Weise.

Beim Ausfliessen aus den Wunden erleidet der Milchsaft aber noch weitere, für unseren Gegenstand sehr wichtige Veränderungen. Und zwar sind diese Erscheinungen so auffallend, dass sie bereits den älteren Pflanzenphysiologen bekannt waren. Meyen giebt davon folgende Beschreibung [3]): „Wenn man grössere Mengen von Milchsaft der *Euphorbien* und anderer Pflanzen sammelt, so scheidet sich dieser sehr bald in zwei verschiedene Substanzen, deren eine eine wasserhelle Flüssigkeit darstellt, während die andere eine consistentere Masse zeigt, und sämmtliche im Milchsafte schwebende Theilchen in sich aufgenommen hat." Meyen vergleicht diese Trennung mit der Scheidung des Blutes in den Blutkuchen und die Lymphe. Die Lymphe des Milchsaftes ist, wie zumal bei vielen opaken oder mattweissen, also an festen Körnchen ärmeren Milchsäften leicht beobachtet werden kann, etwas schleimig und mischt sich mit Wasser nur allmählig. Den Vorgang dieser Trennung beschreibt de Bary folgendermassen [4]): „Sobald ein Milchsaft mit der Luft in Berührung kommt, noch rascher aber bei Einwirkung von Wasser, treten in der bisher anscheinend homogenen klaren Flüssigkeit selbst, abgesehen von dem Zusammenfliessen der ungelösten Körperchen, Gerinnsel auf, welche letztere zusammenballen und sich mit ihnen von der klaren Flüssigkeit absondern."

In einigen Fällen harzführender Milchsäfte sind diese an der Luft eintretenden Veränderungen von einer bedeutenden Sauerstoffaufnahme und Oxydation begleitet, welche anscheinend von einer ähnlichen Umsetzung ätherischer Oele in Harz herrührt als dieses im ersten Abschnitt für die Coniferen beschrieben wurde. Weiss und

---

1) de Bary, Vergl. Anat. S. 193.
2) Meyen, l. c. S. 403.
3) Meyen, l. c. II, S. 390.
4) de Bary, Vergl. Anat. S. 102.

Wiesner beschreiben dieses für den Milchsaft von *Euphorbia Cyparissias* 1), Trécul für das Sekret der *Aloë*arten 2).

Fassen wir das Mitgetheilte kurz zusammen, so sehen wir, dass die Milchsäfte durch eine Reihe der merkwürdigsten chemischen Eigenschaften in den Stand gesetzt werden, um in dem Augenblicke, in welchem sie ihre Behälter verlassen, zähe und dichte Häute zu bilden, welche gar bald zu einem völligen Verschluss der Wunde führen können. Und da ein solcher Verschluss für die Pflanzen offenbar vortheilhaft sein muss, und eine sonstige Bedeutung dieser, bisher einfach als Auswurfsstoffe betrachteten, Bestandtheile nicht bekannt ist, so dürfen wir ohne Zweifel ihre physiologische Rolle in dieser ihrer Betheiligung an der Heilung von Wunden suchen.

In zweiter Linie haben wir die assimilirten Bildungsstoffe des Milchsaftes zu betrachten. Sie sind theils stickstoffhaltige (Eiweiss), theils stickstofffreie (Stärke, Zucker, fettes Oel). Das Eiweiss und der Zucker kommen in gelöster Form, die Stärke und das Oel als gewöhnlich sehr kleine im Safte schwimmende Körperchen vor. In den meisten Fällen sind die Milchsäfte reich an diesem Bildungsmaterial, bei einigen Arten aus dem wärmeren Klima sind sie daran so reich, und fliessen sie in so grosser Menge aus Wunden, dass sie vom Menschen als Nährstoffe benutzt werden. Allbekannt sind in dieser Hinsicht der Kuhbaum (*Galactodendron utile*) und der Melonenbaum (*Carica Papaya*), welche beide bereits von Alexander v. Humboldt in seinem Reiseberichte (Buch, V, Kap. XVI) ausführlich beschrieben wurden 3). Auch andere Pflanzen, wie z. B. *Euphorbia balsamifera* 4) liefern eine wohlschmeckende und nahrhafte Milch, und ohne Zweifel würden die Milchsäfte von noch zahlreichen weiteren Arten als Nahrungsmittel Verwendung finden, wenn sie nicht ätzende, scharfe, und nicht selten sogar giftige Bestandtheile enthielten.

Der Gehalt des Milchsaftes an Bildungsstoffen scheint bei derselben Pflanze je nach Umständen ein sehr verschiedener zu sein. Wenigstens gilt dieses von den in Körnerform suspendirten Theilchen. Zahlreiche Angaben liegen über die Intensität der Trübung des Milchsaftes vor, d. h. also über den Gehalt an festen Bestandtheilen. Und da nun, wie allgemein angenommen wird, die Aus-

1) Weis und Wiesner, Bot. Ztg. (1861), S. 42.
2) Trécul, Ann. Sc. nat. 5. Ser. T. XIV, p. 80.
3) Einen Auszug dieser Beschreibungen findet man in Meyen's Physiologie II, S. 405—409.
4) Meyen, l. c. S. 409.

wurfsstoffe im Milchsafte nicht wieder gelöst werden, so beruhen die Schwankungen in der Intensität der weissen Farbe vorwiegend auf Aenderungen im Gehalte an festen Bildungsstoffen. Eine intensiv weisse Farbe wird allgemein für ein Zeichen von Reichthum an assimilirten Nährstoffen, ein mattweisses oder opakes Aussehen für einen Beweis von Armuth an diesen Bestandtheilen gehalten.

Es schwankt nun die Intensität der Farbe, sowie die Reichlichkeit des ausfliessenden Saftes in erster Linie mit der Jahreszeit und mit dem Alter des betreffenden Theiles. Trécul beobachtete bei mehreren *Papaveraceen*, dass beim Reifen der Frucht der Milchsaft allmählig in den unteren Theilen des Stengels verschwindet, und sich immer mehr auf die Frucht beschränke 1). Nach de Bary scheinen die Sekretschläuche der *Acer*-Arten vorwiegend in den Jugendstadien der Internodien Bedeutung zu haben, in den Aesten von *Acer platanoides* bleiben sie nach Hartig ungefähr 10 Jahre lang safterfüllt 2). Nach Bernhardi verschwindet der Milchsaft aus den alten Stammtheilen von Asclepias, wenn er in den jungen noch zu finden ist 3). Göppert giebt an, dass die meisten einjährigen und manche mehrjährige *Euphorbien* im Spätherbst nur in der Infloresсenz, und in den jüngsten Blättern noch Milchsaft enthalten 4). Aehnliche Angaben liessen sich leicht noch mehrere aus der Literatur zusammenstellen.

Viel wichtiger scheint mir aber die Thatsache, dass der Gehalt des Milchsaftes an suspendirten Körperchen, sowie der Gehalt der ganzen Organe an Milchsaft überhaupt, im innigsten Zusammenhange mit dem allgemeinen Ernährungszustande der betreffenden Pflanze, oder des betreffenden Organes stehen. Die Richtigkeit dieses Satzes geht aus zahlreichen Angaben hervor: Schon De Candolle theilt mit, dass von milchenden Pflanzen, welche als Gemüse benutzt werden, entweder nur ganz junge Triebe und Blätter, oder aber étiolirte und halbétiolirte Theile genossen werden. In beiden Fällen ist der Milchsaft dünner und sind seine scharfen Eigenschaften also weniger schädlich. So werden vom *Salat* und von der *Endivie* vorwiegend jungen étiolirten Blätter genossen; so können selbst die jungen Sprosse von *Papaver Rhoeas* als Salat verwendet werden 5). Bei *Ipomaea purpurea* fand Sachs den Milchsaft der am

1) Trécul, Comptes rendus, Mrz. 1865, citirt Bot. Ztg. 1866, S. 195.
2) de Bary, Vergl. Anat. S. 158.
3) Sachs, Handbuch der Experimental-Physiologie S. 387.
4) Sachs, Handbuch der Experimental-Physiologie S. 387.
5) De Candolle, Physiologie I, S. 264.

Licht erwachsenen Theile weiss und milchig, den der étiolirten Organe wässerig [1]. Ebenso nimmt nach Faivre der Milchsaft von *Tragopogon porrifolius* beim Wachsthum im Dunklen ab, und verschwindet er in étiolirten Keimpflanzen nahezu gänzlich, um sich wieder neu zu bilden, wenn die Keimpflanzen an's Licht gebracht werden, und zwar entsteht er in um so reichlicheren Mengen, je günstiger die Bedingungen für die Aufnahme und Zerlegung von Kohlensäure sind [2]. Im Allgemeinen ist nach Meyen die milchweisse Farbe des Saftes um so intensiver, je kräftiger die Pflanze ist, worin derselbe vorkommt, ja selbst das Klima scheint hierauf grossen Einfluss zu haben, denn der genannte Forscher fand bei den *Feigen*, dem *Mohne* und einigen *Cucurbitaceen* in wärmeren Gegenden verhältnissmässig viel mehr und einen viel intensiver gefärbten Milchsaft als bei denselben Arten in der gemässigten Zone. Auch sah er *Caladium esculentum* in den Tropen reich mit Milchsaft versehen, während dieselbe Pflanze in den Gewächshäusern nur wenigen opaken Milchsaft führt [3].

Zu derselben Folgerung leitet eine ausführliche Untersuchung, welche Faivre über den Milchsaft von *Morus alba* angestellt hat [4]. Er studirte die Reichlichkeit des ausfliessenden Milchsaftes und dessen Farbe in einer Reihe von Versuchen, in denen den betreffenden Theilen für ihre Ausbildung sehr verschiedene Mengen organischer Nährstoffe zur Verfügung standen. So fand er z. B., dass, wenn Stecklinge im Februar im Warmhause auslaufen, der Saft wässriger und spärlicher wird. Schneidet man dazu von Zeit zu Zeit die eben entwickelten Triebe ab, so nimmt der Gehalt an Milchsaft in den neu entstehenden Theilen immer mehr ab. Auch bei der normalen Entwickelung der Zweige und Blätter im Frühling vermindert sich die Milch, doch nicht so stark wie bei jenen Stecklingen; sobald die Blätter aber ausgewachsen sind und kräftig assimiliren, nimmt sie wieder zu. Beschränkt man die für eine treibende Knospe disponiblen Reservestoffe durch geeignete Ringelungen, so verschwinden bei deren Wachsthum die Farbe des Milchsaftes und die Reservestoffe der Rinde in gleichem Masse u. s. w. Es ist aus allen diesen Versuchen klar, dass die Milch beim Wachsthum stets in demselben Masse verschwindet als die Reservestoffe, und

---

1) Sachs, Handbuch S. 387.

2) Comptes rendus T. 88 (1879 I.), p. 269 et 369; nach Jahresbericht für Agricultur-Chemie II. Ser. II. (1879), S. 197.

3) Meyen, Physiologie II, S. 387.

4) Ann. Sc. nat. 5. Ser. X, p. 97.

in Folge der Kohlensäurezerlegung wieder ebenso wie diese in reichlicher Menge neu gebildet wird. Kein Zweifel, dass die Nährstoffe des Milchsaftes während des Wachsthums verbraucht werden.

In seinen Folgerungen ist Faivre aber noch einen Schritt weitergegangen. Er nimmt an, dass die Reservestoffe des Milchsaftes aus ihren Behältern in die übrigen Zellen der wachsenden Theile geleitet, und dort in derselben Weise wie die sonstigen Reservestoffe als Wachsthumsmaterial für die Zellhäute und das Protoplasma verwendet werden. Aber mit Nothwendigkeit geht dieser Schluss aus seinen Versuchen nicht hervor. Denn erstens ist zu berücksichtigen, dass die Ausdehnung des Milchröhrensystems, bei der Entwickelung neuer Blätter und Zweige schon von selbst zu einer Verdünnung dieses Saftes Veranlassung geben wird, wenn nur, wie das bei der in seinen Versuchen obwaltenden Armuth an Reservestoffen zu erwarten war, die Neubildung fester Bestandtheile im Milchsaft nicht gleichen Schritt hält mit der Vergrösserung des Röhrensystems. Die Abnahme der weissen Farbe beruht also nur zum Theil auf einem wirklichen Verschwinden schon vorhandener Nährstoffe. Zweitens ist zu bedenken, dass auch bei der inneren Oekonomie der Milchröhren Nährstoffe verbraucht werden müssen, und zwar in erster Linie für die Ausbildung der diesem Safte eigenthümlichen Bestandtheile. Diese sind nun, wie uns die chemische Zusammensetzung des Kautschuks, des Harzes und des Wachses lehrt, grade sehr kohlenstoffreiche und sauerstoffarme Verbindungen, welche also zu ihrer Herstellung bedeutend grössere Mengen der gewöhnlichen assimilirten Bildungsstoffe (Stärke und Zucker) erfordern. Es darf daher als ganz gewiss betrachtet werden, dass wenigstens ein bedeutender Theil der im Milchsaft angehäuften Bildungsstoffe als Ausgangspunkt für die in diesen Röhren vorsichgehenden chemischen Prozesse dienen wird. Dem gegenüber erscheint es aber als eine blosse Vermuthung, welche wenigstens durch die bis jetzt bekannt gemachten Versuche nicht bewiesen wird, dass die betreffenden Reservestoffe auch noch zu anderen Zwecken, ausserhalb der Milchröhren, dienen sollten.

Es könnte allerdings auf den ersten Blick als sehr unwahrscheinlich erscheinen, dass die ganz bedeutenden Mengen von Bildungsstoffen, welche der Milchsaft so vieler Pflanzen enthält, in diesem Safte selbst verwendet werden sollten. Bedenkt man aber, wie grosse Mengen assimilirter Stoffe die Coniferen auf die Herstellung ihres Harzes verwenden, so verliert diese Vorstellung

das Auffallende. Jedenfalls darf man aber, so lange noch keine weitere, entscheidende Thatsachen hierüber vorliegen, die von Faivre gewählte Ansicht nicht als endgültig bewiesen betrachten.

V. Das Schliessen der Wunden durch die ausfliessenden Säfte.

Nachdem wir im vorigen Abschnitte gesehen haben, durch welche chemischen Eigenschaften die mit dem Harze physiologisch verwandten Sekrete in den Stand gesetzt werden, bei ihrem Austritte aus frischen Wunden, zähe, häufig an der Luft erhärtende Ueberzüge auf der Wundfläche zu bilden, wollen wir jetzt untersuchen, wie gross die Leistungsfähigkeit solcher Verschlüsse ist, und in welcher Weise sie den verletzten Organen Schutz gewähren können.

In Bezug auf den Milchsaft liegen in dieser Richtung allgemein bekannte Erfahrungen vor. Jeder, der öfters Versuche mit abgeschnittenen, in Wasser gestellten oder in feuchten Sand gesteckten Pflanzentheilen gemacht hat, um deren Wachsthum oder die geotropischen, heliotropischen und anderen Bewegungen zu studiren, weiss, dass milchende Pflanzen zu solchen Versuchen nur wenig geeignet sind, da die Wasseraufnahme durch die Wundfläche bei ihnen sehr erschwert ist. Der auf der Wundfläche gerinnende Saft bedeckt diese derart und schliesst sie so völlig von der Umgebung ab, dass das entblösste Holz nicht mit dem umgebenden Wasser in direkte Berührung kommt, und ohne Wasseraufnahme können weder das Wachsthum noch die erwähnten Bewegungen in ausgiebiger Weise stattfinden.

Dass auch das Gummi an abgeschnittenen Zweigen einen so vollständigen Verschluss bilden kann, dass die Wasseraufnahme dadurch, selbst unter sonst sehr günstigen Umständen, völlig verhindert werden kann, geht aus einigen, im vorigen Jahre von Moll veröffentlichten Versuchen hervor 1). Und da diese Versuche für die Beantwortung unserer Frage gerade bei Gummi-bildenden Pflanzen, von denen man dieses noch am wenigsten erwarten würde, eine Reihe wohl konstatirter und entscheidender Thatsachen bringen, so möge hier eine kurze Beschreibung der erhaltenen Resultate eingeschaltet werden 2).

1) Dr. J. W. Moll, Untersuchungen über Tropfenausscheidung und Injektion bei Blättern; Verslagen en Mededeelingen der k. Akad. v. Wetensch. Amsterdam. II. Reihe, Bd. XV (1880), S. 237. Eine vorläufige Mittheilung erschien in der Bot. Ztg. 1880, Nr. 4.

2) l. c. S. 250 ff.

Kräftige, beblätterte Zweige wurden auf den kurzen Schenkel eines U-förmig gebogenen Rohres gebunden, welches mit Wasser gefüllt war. Darauf wurde in den längeren Schenkel Quecksilber gegossen, und während 1—2 Tage der Stand des Quecksilbers, sowie die etwaigen an den Blättern sichtbaren Veränderungen notirt. Bei weitaus den meisten Pflanzen sank das Quecksilberniveau in dieser Zeit erheblich, und es wurden somit in die Zweige nicht unbedeutende Quantitäten von Wasser hineingepresst, welch' letzteres, je nach den Arten und dem Alter der Blätter, an deren Rand in Tropfenform austrat, oder aber aus den Gefässbündeln in die intercellularen Räume des Blattparenchyms eindrang, und hier die Erscheinung der „Injektion" hervorrief.

Bei einigen Pflanzen bedeckte sich aber die Wundfläche entweder mit einen augenscheinlich sogleich erhärtenden Milchsaft *(Ficus aspera)*, oder aber mit einer meist dicken Schleimschicht *(Urera, Sparmannia, Tradescantia, Abutilon.* Unter diesen Umständen wurde nun, unter dem immerhin erheblichen Quecksilberdruck, kein oder nahezu kein Wasser in den Zweig eingepresst, die Bedeckung bildete also einen sehr vollkommenen Verschluss, wie aus der folgenden tabellarischen Uebersicht der erhaltenen Resultate hervorgeht.

Arten:	Quecksilberdruck in Centimetern		Eingepresstes Wasser in Cubikcentimetern	Dauer des Versuchs
	Am Anfang	Am Ende		
Ficus aspera	19	19	—	2 Tage
Urera platyphylla	23,5	22,5	0,4	2 „
Sparmannia tuberosa	22	22	—	2 „
Tradescantia Warscewiczii .	21	21	—	2 „
Abutilon malvaeflorum . . .	21	20	0,5	28 Stunden

Die Blätter zeigten in diesen Versuchen selbstverständlich weder Injektion noch Tropfenausscheidung, obgleich die der erwähnten *Tradescantia* an bewurzelten Pflanzen unter Glasglocken reichlich Tropfen auszuscheiden pflegen.

Ein so vollständiger Verschluss der Wunden gehört allerdings zu den Ausnahmen, in der übergroszen Mehrzahl der untersuchten Pflanzen gelang es Moll, in der oben beschriebenen Weise, Wasser in die Zweige hinein zu pressen.

Verbindet man diese Resultate mit den im vorigen Abschnitt

behandelten Erscheinungen, welche die fraglichen Säfte beim Ausfliessen aus frischen Wunden zeigen, mit den Ergebnissen unserer Auseinandersetzung über die Leistungsfähigkeit des Coniferenharzes für den Schutz entblösster Theile, und endlich mit den zahlreichen zerstreuten Erfahrungen, welche wohl Jeder gelegentlich über das Bedecken von Wunden durch die betreffenden Säfte gemacht hat, so kann es kaum einem Zweifel unterliegen, dass sie alle wirklich bei Verwundungen den blossgelegten Gewebeparthien einen Schutz gegen die schädlichen Einwirkungen der Aussenwelt gewähren.

Bevor wir aber weitere Argumente zur Beantwortung der gestellten Frage anführen, wollen wir zunächst uns eine Vorstellung darüber zu gewinnen suchen, von welcher Art diese Beschützung der Wundflächen gegen äussere Schädlichkeiten sein kann, und dazu einige der wichtigsten Erfahrungen über die Heilung von Wunden bei anderen Pflanzen als den bereits oben besprochenen Coniferen zusammenstellen. Ich entnehme diese, wie im zweiten Abschnitt, auch hier wieder vorwiegend aus Frank's neuem Handbuche: „Die Krankheiten der Pflanzen" (1880, Bd. I, S. 96, 158 u. s. w.).

Bei der Heilung von Wunden kommen im Allgemeinen zwei, von einander durchaus verschiedene Prozesse in Betracht. Die eigentliche Heilung besteht immer in Neubildungen, welche in den Pflanzen selbst in den entblössten Gewebeparthien stattfinden. Dagegen versteht man in der Praxis unter Heilung gewöhnlich die künstlichen Massregeln und Operationen, welche das Vernarben von Wunden herbeiführen oder wenigstens fördern sollen. Denn sehr oft wirken äussere Umstände, vorwiegend wenn sie Zersetzungserscheinungen an der Wundfläche veranlassen, der natürlichen Heilung entgegen, und es kann in solchen Fällen angezeigt sein, die verwundeten Theile durch künstliche Hülfe gegen diese störenden Einflüsse zu schützen. In der Praxis beschränkt sich nun die Behandlung von Wunden auf die Holzpflanzen, da sich künstliche Eingriffe dieser Art bei krautigen Pflanzen von selbst verbieten. Bei letzteren kann man nur dafür sorgen, dass die äusseren Umstände der Wundfäule möglichst ungünstig sind, und hat also vorwiegend nur auf möglichste Vermeidung übermässiger Feuchtigkeit zu achten. Die Wundflächen des Holzes können dagegen, wie allgemein bekannt, durch konservirende Mittel vor Wundfäule geschützt werden. Es geschieht dieses entweder durch Theerung, oder mittelst Baumkitt oder Baumwachs. Die erstere

Operation tödtet zwar die unmittelbar vom Theer berührten und die am nächsten liegenden Zellen, schützt sie aber vor Fäulniss, und in sehr geringer Tiefe unter dem künstlichen Ueberzuge erhält sich das Gewebe im lebendigen Zustande. Sowohl die Theerung als die Behandlung mit Baumwachs befördert die Ausbildung von Ueberwallungswülsten, welche allmählig den künstlichen Verschluss durch einen natürlichen ersetzen. Bei den Nadelhölzern ist, wie bereits erwähnt, eine solche künstliche Behandlung von Wunden überflüssig.

Wenn nun bei holzigen Gewächsen ein künstlicher Schutz der Wunden gegen Fäulniss von so entschiedenem Vortheil für die natürliche Vernarbung ist, so darf man wohl annehmen, dass auch bei krautigen Pflanzen ein ähnlicher Schutz in ähnlicher Weise Vortheil bringen würde. Dass die Praxis in diesen Fällen keine Operationen anwendet, sondern die ganze Heilung dem natürlichen Prozesse überlässt, kann wohl nicht als Einwand gegen diese Folgerung angeführt werden. Im Gegentheil, es würde uns eher dazu führen, zu vermuthen, dass dergleichen Schutzmittel bei diesen Pflanzen schon von der Natur selbst vielfach angebracht worden seien. Und da wir nun finden, dass bei vielen Arten aus den Wunden Säfte ausfliessen, welche an der Luft sich in zähe Häute verwandeln, so können wir nicht umhin, gerade in diesen Säften die fraglichen Schutzmittel zu erblicken. Auch diese Betrachtungen leiten uns also zu derselben Folgerung.

Kehren wir noch einen Augenblick zu dem natürlichen Heilungsprozesse zurück. Bei Organismen mit einfacherem Bau, wie den Thallophyten, Farnprothallien und Moosblättern, bleiben einfach die unverletzten Zellen am Leben, während die verletzten absterben, und nur in seltenen Fällen tritt von den lebendigen Zellen aus ein Wiederersatz des Verlustes ein. Bei allen komplizirter gebauten Pflanzen besteht die Heilung aber darin, dass an der Wundstelle ein eigenthümliches, vom ursprünglichen abweichendes Zellgewebe gebildet wird; es sind gewöhnlich die der Wundstelle zunächst liegenden, lebendig gebliebenen Zellen, von denen diese Neubildung ausgeht. Letztere besteht entweder in der Bildung einer Korkschicht, oder in der Bildung von Callus. Die erstere entsteht durch Theilungen in den betreffenden Zellen, welche zumeist in einer der Wundoberfläche parallelen Richtung stattfinden, und zur Entstehung einer, wenige oder mehrere Zellen dicken Schicht eines später verkorkenden Gewebes Veranlassung geben. Diese Schicht pflegt allseitig an die normale Haut des Organes

anzuschliessen, und so einen völligen Abschluss der lebendigen Parthien zu bilden. Als Callus bezeichnet man dagegen ein dünnwandiges, meist grosszelliges Gewebe, welches sich durch ein wirkliches Hervorwachsen aus der Wundfläche unterscheidet, und in dem sich nachträglich verschiedene Gewebe zu differenziren pflegen. In beiden Fällen tritt also in Zellen, die schon in Dauergewebe übergegangen waren, von neuem Zelltheilung ein, und nur die Produkte dieser Theilungen sind verschieden. Welche von beiden Bildungen stattfindet, hängt hauptsächlich von der Natur des betreffenden Pflanzentheiles ab.

Aeussere Umstände können nun auf den Gang dieser, durch die Verwundung selbst hervorgerufenen Prozesse einen störenden, oder aber einen fördernden Einfluss haben. Die künstliche Behandlung der Wunden an Laubhölzern hat, wie wir oben sahen, hauptsächlich zum Zweck, die störenden Einflüsse zu eliminiren, und dasselbe wird bei den Nadelhölzern von der Natur selbst durch die Ausscheidung des Harzes erreicht. Wenn wir also den, mit letzterem physiologisch verwandten Sekreten eine übereinstimmende Rolle nach Obigem zuschreiben müssen, so wird sich auch bei ihnen diese Rolle selbstverständlich auf den Verschluss der Wundfläche gegen äussere schädliche Einflüsse, und wohl vorwiegend gegen die Fäulnisskeime der Luft, und die daraus folgende Förderung des eigentlichen Heilungsprozesses beschränken. An die Stelle der Bildung von Callus oder Wundkork kann die Bedeckung mit jenen Sekreten wohl nie treten.

Durch diese Betrachtungen hat unsere Antwort auf die gestellte Frage folgende Form erlangt: Die Bedeutung der mit dem Harze physiologisch verwandten Sekrete (Gummiharz, Gummi, Milchsaft u. s. w.), sei in dem Schutze zu suchen, welchen sie den durch Wunden blossgelegten Theilen gegen äussere, den natürlichen Heilungsprozess störende Einflüsse verleihen, und in der dadurch herbeigeführten Förderung dieses Prozesses.

VI. Die Eigenschaften der Saftbehälter.

Durch die im Obigen mitgetheilten Betrachtungen sind wir zu einer bestimmten Ansicht über die physiologische Bedeutung des Harzes, und der mit ihm verwandten Nebenprodukte des pflanzlichen Stoffwechsels gelangt. Wir haben gesehen, dass diese Sekrete eine wichtige Rolle im Pflanzenleben haben müssen, dass sie aber ohne jegliche Bedeutung sind, so lange ihre Behälter allseitig geschlossen bleiben. Dagegen treten sie, sobald diese durch

irgend einen Eingriff geöffnet werden, aus ihnen hervor und bedecken die Wunde mit einem zähen, gut zusammenhängenden und allseitig anschliessenden Ueberzuge, welcher die entblössten Gewebe gegen Fäulniss und sonstige Schäden beschützt, und dadurch den eigentlichen Heilungsprozess fördert. Es erübrigt uns nun noch, zu zeigen, dass auch die Lage, der Bau und die sonstigen Eigenschaften der Saftbehälter in einer unleugbaren Beziehung zu diesen Funktionen stehen, und dass man also auch ihre häufig so bedeutende Differenzirung den Vorzügen zuschreiben darf, welche sie durch die Förderung der Wundenheilung den Pflanzen im Kampfe um's Dasein gewährten.

Fassen wir zunächst die Verbreitung der Saftbehälter durch die Gewebe in's Auge. Es ist eine allgemeine Erscheinung, dass diese Organe vorzugsweise im turgescenten Parenchym verlaufen, und also gerade dort, wo die umgebenden Zellen auf sie den Druck ausüben, der für das Hervortreten ihres Inhaltes aus Wunden erforderlich ist 1) Dieses gilt sowohl von den röhrenförmigen Behältern (z. B. den Milchröhren) als von den in Längsreihen gestellten geschlossenen Schläuchen und den zerstreuten Schleimzellen (z. B. *Orchis*). Dabei pflegen die Wände dieser Saftbehälter, mit einigen unten noch zu erwähnenden Ausnahmen, sehr dünn, und ohne jede Wandverdickung, oder nur mit flachen Tüpfeln gezeichnet zu sein 2), wodurch sie dem Drucke des umliegenden Gewebes keinen irgendwie nennenswerthen Widerstand zu leisten im Stande sind. Sehr bemerkenswerth ist in dieser Beziehung die bereits im zweiten Abschnitt erwähnte Thatsache, dass die Harzgänge im Holze der *Kiefer* von einer besonderen Schicht gestreckter dünnwandiger Elemente umgeben sind, welche als das den Druck ausübende Gewebe betrachtet werden. Hier, wo das umliegende Gewebe vorwiegend aus todten Zellen besteht, ist also eine eigene Schicht turgeszirender Zellen um die Wandzellen des Kanales herum vorhanden, und es bietet also gerade dieser Fall einen schönen Beweis für die physiologische Wichtigkeit dieses Druckes.

Das Gewebe der Gefässbündel pflegt, wenigstens so lange sie noch nicht durch die Thätigkeit des Kambiums verändert worden sind, der Hauptsache nach aus solchen Elementen zu bestehen, welche keinen Turgor zu entwickeln im Stande sind. Es herrscht im Gegentheile zur Zeit der kräftigen Vegetation, in Folge der Wassersaugung durch die verdunstenden Blätter, im Holze gewöhnlich

1) de Bary, l. c. S. 155 und 191.

2) de Bary, l. c. S. 157 (*Allium, Acer, Cynareen*), S. 195 (Milchröhren).

ein negativer Druck, und dementsprechend fehlt diesen Organen in der erwähnten Zeit das Vermögen, bei Verwundungen Saft aus sich hervorzupressen. Die anatomische Untersuchung hat nun, in Uebereinstimmung damit, gelehrt, dass in den meisten Fällen den Gefässbündeln die Saftbehälter fehlen, oder doch wenigstens deren Stämme; kleine Zweige dringen nicht selten aus dem umliegenden Parenchym in sie ein [1]).

Auf der anderen Seite ist es klar, dass gerade das Gewebe der Gefässbündel reich ist an solchen Elementen, welche sich nicht durch Theilung vermehren, und also zur Bildung von Callus oder Wundkork nicht beitragen können. Bei diesem Heilungsprozesse werden die Gefässbündel also offenbar dem Parenchym nachstehen, und somit eines grösseren Schutzes bedürfen als dieses. Dementsprechend ist es nun eine ganz gewöhnliche Erscheinung, dass die Sekretbehälter vorzugsweise in der unmittelbaren Umgebung der Gefässbündel entwickelt sind, und diese in ihrem Verlaufe überall folgen. Einzelne Beispiele dieses bekannten Satzes mögen hier angeführt werden. Für die Milchsaftgefässe und Milchzellen gilt es allgemein, dass ihre Hauptstämme als Begleiter der Gefässbündel verlaufen [2]). In den primären Gewebekomplexen verlaufen sie in den Wurzeln innerhalb der Siebtheile des Gefässbündels, in Stengeln, Blattstielen und Blattrippen dagegen vorwiegend in der Umgebung dieser Siebtheile, oder falls diese von einem Scelerenchymstrang begleitet sind, ausserhalb dieses. Bisweilen dringen ihre Verzweigungen in die Siebtheile der Gefässbündel hinein [3]). Dasselbe gilt in vielen Fällen auch von den Behältern des Gummi und der übrigen verwandten Sekrete. So z. B. von den Saftbehältern der *Aloë*-Arten [4]), von den mit milchiger Flüssigkeit gefüllten Schlauchreihen der *Cynareen* [5]), und den häufig als Milchsaftgefässe bezeichneten Sekretzellenreihen der *Acer*-Arten [6]).

Es würde uns zu weit führen, wollten wir hier die Beziehung der Lage der Sekretbehälter zu der Bedeckung frischer Wundflächen noch mehr in Einzelheiten erörtern; dieses scheint mir auch für den hier verfolgten Zweck keineswegs erforderlich.

1) Vergl. hierüber die im ersten Abschnitte erwähnten Beobachtungen Trécul's.
2) de Bary, Vergl. Anat. S. 196.
3) de Bary, l. c. S. 447.
4) de Bary, l. c. S. 155.
5) de Bary, l. c. S. 157.
6) de Bary, l. c. S. 157.

Wir haben oben erwähnt, dass die Wand der meisten Sekretbehälter sehr dünn ist. Eine auffallende Ausnahme von dieser Regel bieten die bekannten Milchzellen der *Euphorbien* und einiger anderer Pflanzengruppen. Hier die Wand, nach Beobachtungen an Spirituspräparaten oder an aus den lebenden Organen herausgeschnittenen Objekten, als dick beschrieben. In beiden Fällen ist aber der Turgor der bekanntlich an ihren Enden stets fortwachsenden Zellen aufgehoben, und also ein Schluss auf die Eigenschaften der Wand im lebenden Zustand nicht ohne Weiteres erlaubt. Beachtet man nun, dass diese Pflanzen aus ihren äusserst dünnen Milchröhren die Milch bei der Präparation in grossen Tropfen ausfliessen lassen, und dass die Röhren dennoch unter dem Mikroskop stets völlig mit dem trüben Inhalte erfüllt sind, so darf man wohl schliessen, dass ihr Volumen sich bei der Verletzung bedeutend verringert, und ihre Wand sich also stark zusammengezogen hat; und es ist demnach wahrscheinlich, dass die Wand im unverletzten Zustande viel dünner, und stark elastisch gespannt ist, und dadurch selbst, unabhängig von dem umgebenden Parenchym, einen bedeutenden Druck auf seinen Inhalt ausübt. Die bekannte Weichheit [1]) dieser Wände spricht ebenfalls sehr für die Möglichkeit einer solchen elastischen Spannung. Sollte es gelingen, durch mikroskopische Beobachtung der Milchröhren, in unverletzten Pflanzen die Richtigkeit dieser Vermuthung nachzuweisen, so würde sich diese Elastizität der Wände wiederum als eine merkwürdige Anpassung an die Aufgabe des Herauspressens des Inhaltes bei Verletzungen ergeben.

Wie bei den Sekreten, so findet auch bei ihren Behältern eine wechselseitige Vertretung statt. In einigen Fällen beobachtet man diese zwischen den verschiedenen Organen derselben Pflanze. So liegen z. B. in dem primären Parenchym der Wurzeln mancher *Lysimachien* und *Myrsineen*, Zellen mit rothem Harz, während dasselbe Sekret in anderen Theilen derselben Pflanzen in rundlichen interzellularen Behältern abgelagert ist [2]). Oder es führen von nahe verwandten Pflanzen die einen Schläuche, die anderen Gänge oder Kanäle [3]) mit demselben Produkte. Gewöhnlich kommen Kanäle und Gänge nur bestimmten Klassen, Familien und

---

1) de Bary, l. c. 191.

2) de Bary, Vergl. Anatomie S. 142, 153; 211.

3) Ueber die Bezeichnungen Gänge und Kanäle, vergl. Meyen, Physiologie II, S. 486.

Genera zu, und zwar vorwiegend solchen, denen anderweitige Produktions- und Ablagerungsorte der betreffenden Sekrete fehlen 1).

Es erübrigt uns nun noch, einen kurzen Ueberblick über die bekanntesten und wichtigsten Formen der Behälter unserer Säfte zu geben, und nachzuweisen, dass auch diese in völliger Uebereinstimmung mit der oben entwickelten Ansicht über die Bedeutung dieser Säfte sind. Eingehende anatomische Beschreibungen, wie sie für zahlreiche, hierhergehörige Organe von verschiedenen hervorragenden Forschern gegeben worden sind 2), werden dazu nicht nothwendig sein, ein Blick auf die bekanntesten Thatsachen wird, wie ich glaube, vollständig genügen.

In den typischen Fällen sind die Behälter unserer Säfte lange Röhren, und deshalb wollen wir mit diesen anfangen.

Die echten Milchröhren, sowie die Harz- und Gummi-Gänge bilden ein zusammenhängendes System unter sich kommunizirender Kanäle in der ganzen Pflanze. Bisweilen sind sie nur wenig oder auch gar nicht verzweigt, in anderen Fällen dagegen sehr reichlich verästelt, und zwar entweder mit freien, im übrigen Gewebe blind endigenden Zweigen, wie bei den ungegliederten Milchröhren (*Euphorbia*), oder ihre Aeste sind zu einem überall anastomosirenden Netzwerke verbunden, wie bei den meisten echten Milchsaftgefässen. Nur selten liegen sie innerhalb der Gefässbündel, gewöhnlich aber in deren Nähe im Parenchym; sie begleiten diese Bündel aber gewöhnlich durch die ganze Pflanze, und dringen, wenn sie verzweigt sind, mit ihren Aesten theils in diese hinein, theils aber nach aussen, bis dicht unter die Epidermis vor. Aber wie dem auch sei, stets sind sie in allen Organen der Pflanze so verbreitet, dass jede nicht gar zu oberflächliche Wunde sie erreichen wird.

Der Umstand, dass die Röhren in allen Theilen der Pflanze mit einander in Verbindung stehen, bedingt es, dass aus Wunden eine viel grössere Menge von Flüssigkeit hervorquellen kann als in deren unmittelbaren Nähe befindlich war, und trägt also wesentlich zu einer reichlichen Bedeckung der Wundfläche bei.

Dieser grossen Uebereinstimmung in den physiologischen Eigenschaften stehen nun ganz merkwürdige Differenzen im anatomi-

---

1) de Bary, l. c. S. 211.

2) Vergleiche die im Obigen mehrfach citirte Literatur über diesen Gegenstand.

schen Bau gegenüber. Denn einige dieser Röhren sind, morphologisch betrachtet, Zellen, andere Gefässe und noch andere Kanäle mit einer aus Zellen gebildeten Wand 1). Die ungegliederten Milchröhren der *Euphorbiaceen* und einiger anderer Familien sind je durch Vergrösserung und reichliche Verzweigung einer einzelnen, an ihren jungen Spitzen stets forwachsenden Zelle entstanden, und somit als Zellen zu betrachten. Die gegliederten Milchröhren sind dagegen aus der Verschmelzung zahlloser Zellen hervorgegangen, und deshalb den Gefässen zuzuzählen, während die Gummigänge der *Cycadeen*, die Harzgänge der Koniferen und auch die Milchsaftgänge von *Alisma* eine eigene aus Zellen gebildete Wand besitzen. In den letzteren Fällen zeigt die Wand wieder sehr bedeutende Verschiedenheiten in ihrer Dicke, in der Zahl der im Querschnitt zusammenliegenden Zellen, in dem Unterschiede dieser Zellen vom ungebenden Gewebe u. s. w. Aber bei allen diesen anatomischen Differenzen tritt uns wieder e i n e gemeinschaftliche physiologische Eigenschaft entgegen: das vollständige seitliche Zusammenschliessen der Wandzellen. Auf diesem lückenlosen Schlusse beruht offenbar die Möglichkeit eines höheren Druckes im Innern des Kanales, in Vergleichung mit der Spannung der Luft in den benachbarten interzellularen Lufträumen des umliegenden Gewebes.

Auch in Bezug auf die Art und Weise wie die Höhlung in den Kanälen entsteht, und wie das Sekret in diese hinein gelangt, bestehen wichtige Differenzen. Bei den *Marattiaceen* werden die inneren Zellen aufgelöst, nachdem ihr Inhalt zum grossen Theile in eine schleimige Masse ungewandelt worden ist, in den meisten Fällen entsteht dagegen die Höhlung durch Auseinanderweichen der Wandzellen, und wird das Sekret durch diese in die Höhlung abgeschieden.

Neben diesen hoch differenzirten Organen, und als deren Stellvertreter, kommen nun bei anderen Pflanzen zahlreiche, weniger vollkommene Formen vor. Von den einfachsten Fällen ausgehend,

1) Für die physiologische Behandlung ist es durchaus nothwendig, die die mit Sekreten gefüllten interzellularen Räume umgebende Zellschicht, mit der Höhlung zusammen als ein in sich abgeschlossenes Organ der Pflanze zu betrachten. Die Wandzellen solcher „Kanäle" oder „Gänge", unterscheiden sich häufig in Bau und Grösse vom umliegenden Gewebe, bisweilen aber auch nicht. Stets schliessen sie aber seitlich derart zusammen, dass die Wand des Kanales überall vollständig geschlossen ist. Vom anatomischen Standpunkte aus werden sie bekanntlich als „interzellulare Sekretbehälter" betrachtet. Vergl. de Bary, Vergl. Anatomie S. 210.

wo Schleim oder Gummi in sonst gewöhnlichen parenchymatischen Zellen vorkommt, würde man leicht eine ganze Reihe von Uebergängen zu den oben beschriebenen Typen aufstellen können. Es wird hinreichen, nur einige dieser Fälle hervorzuheben. Im Rhizom von *Symphytum officinale* enthalten alle Zellen des Parenchyms, ausser ihren gewöhnlichen Bestandtheilen, noch eine reichliche Menge Gummi, welches in Vacuolen des Protoplasma entsteht und im Frühjahre, wenn die Pflanze ihre Stengel treibt, verbraucht wird 1). Hier dient als Gummi also offenbar als eine Art Reservestoff, und es stellt dieser Fall vielleicht einen der einfachsten des Vorkommens dieses Körpers dar. Aehnliches findet man bei einigen verwandten Arten (z. B. *Cynoglossum* 2).

Eine weitere Entwickelungsstufe bilden diejenigen Pflanzen, in denen die betreffenden Säfte in besonderen, im Parenchym zerstreuten Zellen abgeschieden und angehäuft werden. Solche Zellen werden von Sachs zu den Idioblasten gerechnet, sie zeichnen sich, ausser durch ihren Inhalt, gewöhnlich auch durch bedeutendere Grösse vor den umgebenden Zellen aus. Sie liegen meist einzeln oder gruppenweise. Beispiele liefern die Gummizellen der *Malvaceen* 3), die zerstreuten Harzzellen in der Rinde mancher Koniferen, und die bekannten Schleimzellen der *Orchis*knollen.

Von dieser Stufe führt eine andere ganz direkt zu den einfachsten Milchsaftgefässen über. Ich meine die Fälle, in denen die erwähnten Idioblasten in Längsreihen geordnet sind. Eine solche Anordnung kommt sehr allgemein vor, und es scheint, dass auch hier noch mehrere besondere Stufen unterschieden werden könnten, je nachdem die Vereinigung der Zellen zu Reihen mehr oder weniger ausgebildet, und je nachdem die Querwände mehr oder weniger geeignet sind, die Inhaltsstoffe bei Verwundungen durch sich hindurch pressen zu lassen 4). Wichtigere, und besser studirte Uebergänge bieten diese Zellenreihen in ihrem Inhalte, welcher zwischen einem klaren Schleime (z. B. *Cactaceen*) und einem anscheinend völlig ausgebildeten Milchsaft schwanken kann (*Acer*). Sehr interessant in Bezug auf diese verschiedenartigen Uebergangsformen ist u. A. die Familie der *Convolvulaceen*. Ferner gehören hierher z. B. die Raphidenzellenreihen so vieler Mo-

---

1) Frank, in Pringsheim's Jahrbücher V, S. 181—183; 196.
2) de Bary, Vergl. Anatomie S. 150.
3) Frank, Pringsheim's Jahrbücher V. S. 165.
4) Z. B. *Convolvulaceen* de Bary, l. c. S. 158.

nocotylen und die eigenthümlichen Schleimzellen der *Allium*-Arten.

Uebergänge zu den Harzkanälen der Coniferen bilden die in dieser Pflanzengruppe häufig vorkommenden kurzen, und an beiden Enden geschlossenen Harzbehälter.

Aus dieser gedrängten Uebersicht sehen wir, dass die Saftbehälter, je nach den Arten, sehr verschiedene Entwickelungsstufen aufzuweisen haben, dass sie aber um so besser im Stande sind, ihren Inhalt aus Wunden hervorzupressen und diese damit zu bedecken, je höher ihre anatomische Differenzirung vorgeschritten ist. Bedenken wir dabei, dass auch die höher ausgebildeten Behälter in der Regel Sekrete enthalten, welche durch ihre chemischen Eigenschaften für die Bedeckung der Wunden, und den Abschluss der Luft vom blossgelegten lebendigen Gewebe am meisten geeignet sind, so dürfen wir das Ergebniss dieser Betrachtungen als in Uebereinstimmung mit der in den vorigen Abschnitten entwickelten Ansicht über die Bedeutung dieser Produkte ansehen.

(Landwirtschaftliche Jahrbücher X, 1881, S. 687.)

OVER DE ROL VAN MELKSAP, GOM EN HARS IN PLANTEN.

In het lichaam der planten komen tal van organen voor, wier beteekenis voor de oeconomie van het leven ons nog onbekend is. De oorzaak hiervan is ongetwijfeld daarin gelegen, dat gedurende langen tijd de richting der plantenphysiologie voor het ontdekken van de rol van vele organen niet gunstig was. De studie van de physische en chemische wetten, die de reeds bekende verschijnselen beheerschen, stond op den voorgrond; zij was omvangrijk genoeg om vooralsnog niet de behoefte te doen gevoelen aan eene uitbreiding onzer kennis tot feiten, die met de bedoelde niet of slechts indirect samenhangen.

Sinds eenigen tijd is in deze richting echter eene belangrijke verandering gekomen, of, juister gezegd, is er naast haar eene andere opgestaan, die men met den naam van de biologische pleegt te bestempelen. Zij vraagt naar het nut, dat de verschillende organen voor het leven der planten hebben, en vindt dit in de verrichtingen, die zij uitoefenen. Daarbij gaat zij uit van de theoretische beschouwing, dat de ontwikkeling van bepaalde eigenschappen in de reeks der geslachten beheerscht wordt door de voordeelen, die het bezit dezer eigenschappen aan de planten in den strijd voor het bestaan verzekert. Deze beschouwing leidt van zelve tot de gevolgtrekking, dat eene hooge organisatie van plantendeelen niet aan toevallige omstandigheden kan te wijten zijn, maar zeer bepaald op eene belangrijke rol dier deelen in het leven wijst. En gaat men nu de verschillende organen, wier biologische beteekenis ons nog onbekend is, na, dan vindt men er daaronder vele, die òf door een samengestelden bouw, òf door eene groote verscheidenheid van vormen, een hoogen graad van ontwikkeling verraden en die dus ongetwijfeld eene belangrijke rol te vervullen hebben Bij zulk eene studie doet zich dan natuurlijk meer en meer de behoefte gevoelen, omtrent deze punten tot helderheid te geraken, en worden dus alle ontdekkingen, die daarop eenig licht werpen, met groote belangstelling vernomen.

Zulk een feit werd nu onlangs door Dr. J. W. Moll in zijne *Untersuchungen über Tropfenausscheidung und Injection bei Blät-*

tern 1) met betrekking tot de rol van melksap, gom en verwante afscheidingsproducten medegedeeld. Bij gelegenheid van proeven met afgesneden takken, die met het ondereinde in water geplaatst waren en dit door de wondvlakte moesten opnemen vond hij, dat bij sommige soorten de sneêvlakte zoo geheel door het uittredende vocht werd bedekt, dat de takjes volstrekt geen water konden opzuigen. Ja, het was zelfs niet mogelijk onder eene drukking van verscheidene centimeters kwik, water door de wondvlakte in deze takjes te persen.

Omtrent de beteekenis van het melksap en dergelijke stoffen wist men tot nu toe niets. De aangehaalde proeven doen ons voor het eerst eene bepaalde functie van deze vroeger zoo raadselachtige lichamen kennen. Zij wijzen op hunne eigenschap om bij verwonding uit te vloeien, de wondvlakte te bedekken, en zoo tot het sluiten der wonde bij te dragen. Zij wettigen het vermoeden, *dat de biologische beteekenis der genoemde stoffen in haar aandeel aan het sluiten van wonden gelegen is.*

Toen ik het voorloopig bericht over de aangehaalde proeven in de *Botanische Zeitung*, 1880, N°. 4 las, rees terstond bij mij de vraag, of in de bekende eigenschappen van deze stoffen en van de organen, waarin zij afgezonderd worden, wellicht eene nadere bevestiging van dit vermoeden kon worden gevonden. De uitkomsten van een daarnaar ingesteld onderzoek overtroffen mijne verwachting verre; de bedoelde eigenschappen zijn in zóó volkomen overeenstemming met de aangehaalde voorstelling, dat men zich verwondert, dat zij niet reeds vroeger tot de ontdekking van de beteekenis van het melksap aanleiding gegeven hebben.

Hetgeen ik gevonden heb, wensch ik in dit opstel in het kort uit één te zetten. Ten einde een herhaald citeeren van bronnen te vermijden, wil ik vooraf mededeelen, dat bijna alle door mij aan te halen feiten op voortreffelijke wijze beschreven zijn in de Bary's *Vergleichende Anatomie*; een aantal feiten heb ik uitsluitend aan dit werk ontleed.

In de eerste plaats pleiten voor mijne stelling de eigenschappen der *vochten* zelve 2). Deze zijn in de typische gevallen melksap,

---

1) Verslagen en Mededeelingen der Kon. Akademie van Wetensch., Dl. XIV, 1880.

2) Ter voorkoming van misverstand doe ik opmerken, dat de zoogenoemde „klieren" met aetherische olie niet tot het door mij behandelde

gom (slijm) of hars. Het hars is meestal gemengd met aetherische olie en daardoor vloeibaarder; aan de lucht droogt het dan uit. De gom is eene waterige, nu eens slappere, dan weer sterkere oplossing, die eveneens aan de lucht opdroogt. Soms zijn in dit waterige vocht enkele uiterst fijne korreltjes van hars aanwezig, die bij het opdrogen in de massa vastkleven (*Convolvulaceeën*). Zulke „gomharsen" vormen den overgang tot het echte melksap. Dit bestaat uit een waterhelder, gom of slijm bevattend vocht, waarin uiterst fijne korreltjes in overgroot aantal verdeeld zijn; deze geven er de melkwitte kleur aan. Bij sommige planten bestaan deze korreltjes voor het grootste gedeelte uit hars, bij andere (Dicotylen) echter voornamelijk uit caoutchouc. Bij het drogen van het melksap kleven zij aan elkander en vormen dan eene taaie massa. Te gelijker tijd stolt een deel van het hyaline vocht en vereenigt zich met de korreltjes: daarbij scheidt zich het vaste deel van het overblijvende water af. Dit geschiedt niet alleen bij het opdrogen, maar ook bij aanraking met water, dus altijd als het melksaap uit eene wond komt.

Men ziet, dat de opgenoemde vochten, als zij uit de plantendeelen vloeien, steeds in taaie, samenhangende massa's overgaan en dus bij uitstek geschikt zijn om wonden van de omgeving af te sluiten. En deze eigenschap is, zoo ver men kan nagaan, de eenige, waarin zij alle met elkander overeenkomen; wij mogen haar dus als de belangrijkste beschouwen. Bijzondere eigenschappen zouden dan nog voor andere doeleinden aanwezig kunnen zijn. Zoo is b. v. het melksap van sommige planten vergiftig en maakt deze daardoor ongeschikt om aan insecten en andere dieren tot voedsel te strekken. Zoo dienen de bekende doodsbeenvormige zetmeelstaafjes in de melksapbuizen van vele *Euphorbia's* waarschijnlijk om de buizen zelve te verstoppen, als zij door een wonde geopend zijn en reeds druppels vocht hebben laten uitvloeien. Ik vond ten minste zulke uiteinden bij microscopisch onderzoek door tal van deze staafjes verstopt. Kleinere zetmeelkorreltjes dienen klaarblijkelijk als materiaal, waaruit het melksap bereid wordt. Merkwaardig is het ten opzichte hiervan, dat in slecht gevoede

---

onderwerp behooren; zij vertoonen wel eene groote morphologische overeenkomst met sommige hier te bespreken organen, maar geen physiologische. Ik vermoed, dat de afzondering van aetherische oliën met sterken reuk en sterken smaak in bladeren ten doel heeft, deze tegen bladetende insecten (b.v. rupsen) te beschermen; dit punt behoeft echter nog een ander onderzoek.

planten het melksap dikwijls ontbreekt of zeer waterachtig is, b. v. in geëtioleerde planten, of in kas-exemplaren van tropische soorten (b. v. *Caladium esculentum*).

Opmerking verdient het verder, dat bij de besproken physiologische overeenkomst de morphologische oorsprong toch zeer verschillend kan zijn. Zoo ontstaat het slijm nu eens uit de binnenste lagen van den celwand (*Cacteeën*, *Malvaceeën*, e. a.), dan weer als druppels in het protoplasma, (b. v. *Orchis*-knollen).

Een belangrijk argument levert verder de drukking, waaronder het vocht staat. Deze wordt door de omliggende cellen, meestal parenchymcellen, uitgeoefend en is de oorzaak, dat het vocht uit versche wonden uitvloeit. Nu eens geschiedt dit snel (b. v. *Euphorbia*), dan weer langzaam (harsen der *Coniferen*); in het eerste geval pleegt het spoedig op te houden, in het laatste soms dagen lang te duren. Wonden in de stammen en takken van denneboomen ziet men dikwerf met zeer groote massa's hars bedekt. Doch bij alle hier bedoelde vochten is het uitvloeien uit de wonden eene standvastige eigenschap, die evenzeer voor mijne stelling pleit, als de veranderingen, die de vochten na het uitvloeien ondergaan.

In de tweede plaats wensch ik de organen te behandelen, die de besproken afzonderingsproducten bevatten. In de typische gevallen zijn deze organen lange buizen; daarom behooren deze het eerst behandeld te worden.

De echte melksapbuizen, en evenzoo de gom- en harskanalen, vormen een samenhangend stelsel in alle deelen der plant. Soms zijn zij weinig vertakt (*Chelidonium*) en beperken zich hare vertakkingen in de stengels bijna geheel tot de knoopen; in andere gevallen zijn zij daarentegen uiterst rijk vertakt, zoo b. v. bij *Euphorbia*, waar alle takken blind eindigen; eindelijk kunnen zij ook tot een anastomoseerend netwerk verbonden zijn. Enkele malen liggen zij in de vaatbundels, meestal echter loopen zij in hunne onmiddellijke nabijheid in het parenchym; vandaar dringen hare takken soms tot dicht onder de opperhuid door. Doch altijd zijn zij in de geheele plant zóó verspreid, dat zij door elke niet al te ondiepe wonde getroffen worden.

De omstandigheid, dat de buizen in alle deelen der planten met elkander in open gemeenschap staan, is oorzaak, dat uit wonden veel meer vocht kan uitvloeien dan in hare onmiddellijke nabijheid voorhanden is, en blijkt daardoor eene zeer doelmatige inrichting te zijn.

Tegenover deze groote overeenkomst in physiologische eigenschappen staat nu weer een merkwaardig verschil in morphologischen oorsprong. Sommige dezer buizen toch zijn, morphologisch gesproken, cellen, andere vaten, nog andere kanalen met een uit cellen bestaanden wand. Van het eerste geval leveren de *Euphorbia's* het beste voorbeeld; enkele cellen van het embryo groeien, tijdens de ontwikkeling der plant, in dezelfde mate mede als deze, en doortrekken den stengel met al zijne takken en bladen, en evenzoo den geheelen wortel met zijne vertakkingen. Zulk eene cel is dus even lang en even sterk vertakt als de geheele plant; het zijn de grootste cellen, die men tot nu toe in het plantenrijk kent. De melksapvaten van de *Cichoraceeën* en eenige andere plantenfamiliën ontstaan daarentegen door de vereeniging van reeksen van cellen, meestal met volledige resorptie der tusschenschotten.

Terwijl de inhoud der cellen en der vaten steeds melksap is, komen er onder de kanalen sommige voor, die melksap (*Alisma*), andere, die gom (*Cycadeeën*) en nog andere, die hars (*Coniferen*) bevatten. Hun wand vertoont een zeer verschillenden bouw, die echter met den aard van den inhoud in geen standvastig verband staat. Nu eens bestaat hij uit cellen, die zich in vorm niet van het omgevende parenchym onderscheiden, dan weer uit anders gebouwde elementen. Meestal ééne laag van cellen dik, bereikt hij soms de dikte van twee of drie cellen. Is hij maar ééne cel dik, dan variëert weer het aantal der cellen, die op eene dwarsche doorsnede den omtrek innemen. Maar hoe groot deze verschillen ook mogen zijn, steeds heeft de wand dezer kanalen dit physiologisch kenmerk, dat de cellen zijdelings overal zonder openingen aan elkander sluiten, zoodat er dus geen gemeenschap tusschen de holte van het kanaal en de luchthoudende intercellulaire ruimten van het omringende weefsel bestaat. Ware dit niet het geval, dan zou de inhoud der kanalen op den duur nooit onder eene hooge drukking kunnen staan.

Ook ten opzichte van de wijze, waarop het vocht in de holte komt, bestaat er verschil. Bij de *Marattiaceeën* toch vervloeien de binnenste cellen, nadat haar inhoud grootendeels in slijm is veranderd; bij de overige planten ontstaan de kanalen door uiteenwijking der wandcellen en wordt het vocht door deze laatste in de holte afgezonderd.

Uit kanalen treedt het vocht steeds slechts langzaam te voorschijn, uit melksapvaten en melksapcellen meestal vrij snel, soms zeer snel. Overeenkomstig daarmede hebben de beide laatste soorten van

buizen steeds dunne wanden zonder verdikkingslijsten, en kunnen zij dus door de omliggende cellen gemakkelijk samengedrukt worden [1]).

Naast deze zeer hoog georganiseerde inrichtingen komen nu in het plantenrijk talrijke *minder volkomene vormen* voor. Te beginnen met eenvoudige parenchymcellen, die, behalve de gewone bestanddeelen, nog slijm of gom bevatten (wortels van *Boragineeën*, bladen van *Aloë)* zou men gemakkelijk eene geheele reeks van overgangen tot de drie reeds beschreven typen kunnen samenstellen. Het moge voldoende zijn, van deze slechts een paar vormen te vermelden. Ten eerste de onvolkomen vaten. Men verstaat daaronder reeksen van cellen met eigendommelijken inhoud, wier tusschenschotten niet doorboord zijn. Zij bevatten meestal gom of slijm (*Allium, Convolvulaceeën*), soms met wat hars gemengd, soms ook echt melksap (*Acer*). Verder de korte, onvertakte en aan beide einden gesloten harskanalen van vele Coniferen. Dat men hier met minder volkomen organen met dezelfde functie als de echte gom- en harsbuizen te doen heeft, spreekt na het medegedeelde wel van zelf.

In de laatste plaats pleit voor mijne stelling het feit, dat bijna nooit eene plantensoort te gelijker tijd twee der beschreven organen bezit, terwijl daarentegen de verschillende organen en evenzoo de verschillende vochten elkander bij verwante vormen of bij verschillende familiën vervangen, ja niet zelden nauwkeurig dezelfde anatomische plaats innemen (*Musaceeën, Ariodeeën).* Deze waarneming is volkomen in overeenstemming met de meening, dat al deze deelen in het leven der plant dezelfde rol spelen.

Na al het medegedeelde meen ik de stelling, dat de biologische beteekenis van melksap, gom en hars in hun aandeel aan het sluiten van wonden gelegen is, met dien graad van zekerheid te mogen uitspreken, die men van stellingen op biologisch gebied verlangen mag.

1) Eene uitzondering maken *Euphorbia* en eenige andere planten met melksapcellen, wier wanden als dik beschreven worden. In opengesneden cellen ziet men de wanden ook steeds dik. Of zij echter in normalen toestand dik zijn, kan met grond betwijfeld worden; want het is zeer goed mogelijk, dat zij dan uitgerekt en dun zijn, en eerst dik worden, als zij zich bij de verwonding elastisch samentrekken om hun inhoud uit te persen.

Amsterdam, Mei 1880.

(Maandblad voor Natuurwetenschappen Jrg. 10, 1882, p. 65).

OVER DE ROL VAN MELKSAP, GOM EN HARS.

Antwoord aan Dr. N. W. P. Rauwenhoff.

De korte mededeeling, die op blz. 357 van dezen band over de uitkomsten mijner onderzoekingen over de rol van melksap, gom en hars is afgedrukt, heeft bij den Heer Rauwenhoff twijfel doen ontstaan, of de door mij uitgesproken stelling wel met alle bekende feiten in overeenstemming is, en daarenboven door een voldoend aantal feiten gestaafd wordt, om haar als bewezen te beschouwen [1]). Het is mogelijk, dat de gedrongen vorm mijner mededeeling tot dezen twijfel eenige aanleiding heeft gegeven; ik achtte het toen, wegens de beperkte ruimte, niet noodig alle voor mijne stelling pleitende argumenten te behandelen, daar het van zelf sprak, dat zulk eene uitgewerkte bewijsvoering later, in een uitvoeriger stuk, volgen zou [2]). Om deze reden meende ik mij tot die uiteenzettingen te mogen beperken, die mij voor een juist begrip van mijne voorstelling omtrent de rol der genoemde stoffen bij het sluiten van wonden noodzakelijk schenen te zijn. Had Dr. Rauwenhoff zijne critiek tot na de lezing van mijne argumenten uitgesteld, zoo had hij zich kunnen overtuigen, dat alle door hem geopperde bezwaren door eene nauwkeurige studie van de bekende feiten worden opgeheven.

Over het door mij behandelde onderwerp toch bestaat eene uitgebreide en aan goed onderzochte feiten zeer rijke literatuur. Ik heb deze nauwkeurig nagegaan, ten einde al die feiten te verzamelen, die omtrent de door mij gestelde vraag eenig licht konden verspreiden, en het bleek mij daarbij, dat tal van tot nu toe geïsoleerde feiten door mijne voorstelling onder een gemeenschappelijk gezichtspunt gebracht worden, terwijl zij met geene goed onderzochte verschijnselen in strijd is.

In mijne voorloopige mededeeling heb ik van de door mij ge-

1) Maandblad voor Natuurwetenschappen 1881, 10, bladz. 97.

2) Dit opstel is ondertusschen onder den titel: Ueber einige Nebenproducte des pflanzlichen Stoffwechsels verschenen *(Opera II,* blz. 313). Zie ook: blz. 376.

bruikte bronnen slechts eene enkele genoemd, en Dr. Rauwenhoff heeft zich hierdoor laten verleiden tot de meening, als zoude ik slechts deze geraadpleegd hebben. Ik vrees, dat dit de oorzaak geweest is, dat hij zijn oordeel uitgesproken heeft, zonder zich vooraf voldoende op de hoogte der literatuur te stellen, en dat het daaraan toe te schrijven is, dat zijne critiek grootendeels op beweringen steunt, die bij eene grondiger studie der feiten van zelve zouden vervallen zijn. Dat werkelijk hierin de grond voor den door hem geopperden twijfel te zoeken is, zal ik door eene korte opsomming van die feiten en beschouwingen trachten aan te toonen, welke met de door Dr. Rauwenhoff besproken punten in het nauwste verband staan. Het spreekt van zelf, dat ik hierbij weglaat, wat reeds in mijn vorig opstel medegedeeld werd, — eveneens, dat ik voor de uitvoerige beschrijving der te vermelden feiten, alsmede voor tal van andere bewijsgronden, den belangstellenden lezer naar mijne hierboven aangehaalde verhandeling verwijs.

Echter mag ik hiertoe niet overgaan, zonder met een enkel woord de bewering te bespreken, als zoude mijne methode van onderzoek veel overeenkomst met de teleologie schijnen te hebben. Het is mij niet recht duidelijk, welk bezwaar in zulk een „schijn van overeenkomst" (blz. 103) verscholen ligt. Het kenmerkende van de teleologie toch is niet, dat zij hare volgelingen aanspoorde, om naar de functiën der organen te zoeken, want dit heeft zij natuurlijk met iedere goede theorie gemeen, en hierin geef ik ook gaarne eene overeenkomst tusschen haar en de door mij gevolgde methode van onderzoek toe. Maar het schadelijke der teleologie was, dat zij het doel hield voor de oorzaak en daardoor van de studie der ware oorzaken terughield. Dat zij hierin dwaalde, wordt thans algemeen erkend, en Dr. Rauwenhoff vergist zich, zoo hij gelooft, dat ik in dit opzicht de leer der *causae finales* zoude huldigen. Integendeel, juist de behoefte aan hypothesen voor experimenteel onderzoek op een gebied, dat tot nu toe voor zulk een onderzoek zoo weinig toegankelijk was, was een der hoofdredenen, die mij tot het uitwerken van mijne voorstelling over de functiën der hier behandelde sappen geleid hebben. Doch deze enkele opmerking moge voldoende zijn om het verschil tusschen het door mij gekozen standpunt en dat, hetwelk Dr. Rauwenhoff mij toeschrijft, te kenschetsen.

Na deze algemeene opmerkingen ga ik over tot mijn eigenlijk onderwerp: de opsomming van de belangrijkste feiten, die de door den heer Rauwenhoff geopperde bezwaren opheffen en tevens als bewijsgronden voor mijne stelling kunnen dienen.

Daarbij zal ik echter een anderen weg inslaan, dan in mijn vorig opstel, en de vergelijkend-anatomische beschouwingen, die ik toen op den voorgrond stelde, hier achterwege laten. Om deze reden zal ik de in den titel van mijn opstel genoemde stoffen elk afzonderlijk behandelen, en begin dus met het melksap.

Bij de oudere onderzoekingen over het *melksap* werd in den regel over het hoofd gezien, dat de bestanddeelen van dit sap tot twee, physiologisch geheel verschillende groepen van stoffen behooren. Eerst Sachs 1) onderscheidde deze twee groepen scherp. De eene omvat de voedende bestanddeelen, zooals zetmeel, suiker en eiwit, de andere die stoffen, welke blijkens hare scheikundige samenstelling niet meer tot voedsel der plant kunnen dienen; van deze laatste groep zijn de caoutchouc en de hars de voornaamste vertegenwoordigers. Deze beide laatste stoffen komen in het melksap als uiterst kleine, taaie en kleverige korreltjes voor, die gemakkelijk samenvloeien, als het melksap uit de geopende buizen uittreedt 2). Wanneer dit plaats vindt, stolt echter tegelijkertijd ook een deel der opgeloste zelfstandigheden; het melksap splitst zich, evenals het bloed bij het verlaten van de bloedvaten, in een vast lichaam, dat de korreltjes en zwevende bestanddeelen in zich insluit, en in een waterhelder vocht 3). Het vaste gedeelte zet zich als een dun en taai vlies op de geopende wonde af, en bedekt deze tegen de schadelijke inwerking der buitenlucht.

Dat deze bedekking eene zeer volkomene is, zoo zelfs, dat zij het opnemen van water door afgesneden en in water geplaatste of in aarde gestoken takken geheel of nagenoeg geheel kan beletten, is sinds langen tijd bekend; dit punt wordt ook door Dr. Rauwenhoff niet in twijfel getrokken.

Dit feit vormt nu klaarblijkelijk, ten opzichte van het melksap, den grondslag mijner beschouwingen. Om daaruit af te leiden, dat de beteekenis van het melksap in deze functie te zoeken is, moeten twee vragen beantwoord worden:

1°. Zijn er soms nog andere functiën van het melksap bekend?

2°. Is het sluiten van wonden eene zaak van voldoend gewicht, om te kunnen aannemen, dat zulke samengestelde organen en sappen voor dat doel aanwezig zijn?

Bij de beantwoording van de eerste vraag moeten wij de beide

---

1) Sachs, Handbuch der Experimental-Physiologie der Pflanzen.
2) Mohl, Ueber den Milchsaft und seine Bewegung. (Bot. Ztg. 1843, S. 553).
3) Zie o. a. de Bary, Vergl. Anatomie.

zooeven genoemde groepen, waarin de bestanddeelen van het melksap door Sachs verdeeld zijn, scherp uit elkander houden. Slechts die der eene groep, waarvan de caoutchouc en de hars de vertegenwoordigers zijn, spelen, naar mijne opvatting, rechtstreeks eene rol bij het sluiten van wonden, en juist van deze stoffen wordt nog in de nieuwste werken de beteekenis onbekend genoemd [1]). Er is dus geen enkele reden om voor deze stoffen eene andere rol, dan de door mij aangewezene, aan te nemen.

Wat de andere groep, die der voedingsstoffen in het melksap, aangaat, deze vormen naar mijne overtuiging het materiaal, waaruit de bestanddeelen der eerste gevormd worden [2]). Deze meening ligt klaarblijkelijk voor de hand, zoodra men zich eenmaal van de juistheid der aangehaalde verdeeling overtuigd heeft. Doch even natuurlijk is het, dat men niet vroeger op dit denkbeeld gekomen is. Toch bestaat over de rol dezer voedingsstoffen eene uitgebreide literatuur en zijn daarover in den loop der tijden talrijke meeningen geuit, zonder dat het gelukt is, de juistheid van ééne dezer proefondervindelijk te staven. In den regel nam men aan, dat deze stoffen, bij den groei van jonge organen, tot den opbouw van nieuwe cellen zouden worden gebruikt [3]); maar ook deze zeer eenvoudige voorstelling is tot nu toe niet bewezen geworden. Doch hoe dit ook zij, de mogelijkheid, dat sommige bestanddeelen van het melksap in sommige gevallen als reserve-voedsel dienst doen, is volstrekt niet in strijd met de voorstelling, dat dit sap voornamelijk tot de sluiting van wonden bijdraagt, en kan dus niet als een bezwaar tegen mijne stelling aangevoerd worden [4]).

---

1) Zie o. a. Sachs, Lehrbuch der Botanik, laatste uitgave.

2) De scheikundige samenstelling van caoutchouc en hars wijst er op, dat er voor hunne vorming zeer belangrijke hoeveelheden der gewone geassimileerde voedingsstoffen (koolhydraten) noodig zijn.

3) Zie o. a. Faivre, Sur le rôle du latex dans le Mûrier blanc. (Ann. Sc. nat. 5 Sér. IX. p. 97).

4) Ook de aanzienlijke dikte van den wand, die de melksapcellen der *Euphorbia's* in microscopische praeparaten vertoonen, kan geen bezwaar tegen mijne stelling vormen, vooral niet zoolang niet bewezen is, dat deze celwanden in levenden, onverwonden toestand even dik zijn als in de bedoelde praeparaten. Zoo de Heer Rauwenhoff meent, dat dit bewijs door het onderzoek van spiritus-praeparaten kan geleverd worden (blz. 103), verkeert hij in eene dwaling. Want, gelijk iedereen weet, werkt sterke alcohol op levende cellen water-onttrekkend, heft daarbij de tijdens het leven voorhanden osmotische spanning tusschen wand en inhoud, den turgor, op, en geeft zoodoende aan de door deze spanning uitgerekte celwanden

Wat het tweede punt betreft, wordt m. i. de schade, die aan planten in de natuur door verwondingen wordt toegebracht, door Dr. Rauwenhoff veel te gering geschat 1). Wanneer men bedenkt, door hoe tallooze vijanden, vooral onder de insecten, slakken en wormen, de planten voortdurend bedreigd worden, en hoe deze dieren bij voorkeur juist die organen aantasten, waarin de meeste voedingsstoffen zijn opgehoopt en die dus voor het voortbestaan der plant van het grootste belang zijn, en daarbij overweegt, hoe licht organen, wier inwendige weefsels plaatselijk aan de schadelijke invloeden der atmospheer zijn blootgesteld, ten gevolge daarvan in rotting en bederf zouden overgaan, dan kan men onmogelijk de verwondingen in het plantenrijk als „slechts enkele malen voorkomende en korten tijd durende" storingen in het levensproces beschouwen (blz. 101). Doch er is meer. Alle hoogere planten bezitten in meerdere of mindere mate het vermogen, om wonden met eene nieuwe huid te overdekken 2). Deze huid is de zoogenoemde wondkurk, die nu eens in de ontbloote weefsels zelve, dan weer in een vooraf op de wondvlakte gevormd celweefsel, of callus, aangelegd wordt 3). En waar nu een zoo uiterst samengesteld physiologisch proces, als de vorming van wondkurk is, algemeen voor het sluiten van wonden dient, kan het ons geenszins bevreemden, dat bij bepaalde groepen van planten nog bijzondere inrichtingen aangetroffen worden, die het ontstaan van wondkurk kunnen bevorderen. Nu leert de waarneming werkelijk, dat wonden door het melksap (en hetzelfde geldt, gelijk wij weldra zien zullen, van gom en hars) snel en volledig van de lucht afgesloten en dus tegen bederf beschermd worden, en het ligt voor de hand, dat hierdoor de processen, die in het verwonde weefsel tot de vorming van wondkurk zullen leiden, bevorderd moeten worden. Er bestaat dus m. i. niet het minste bezwaar, om deze voorloopige bedekking van wonden als eene functie van de bedoelde vochten te beschouwen.

---

de gelegenheid om zich samen te trekken, waarbij zij natuurlijk dikker worden. Of de celwanden dus in de levende, onverwonde planten even dik zijn als in afgesneden stukjes, kunnen de spiritus-praeparaten ons niet leeren.

1) L. c. blz. 101.

2) Dr. Rauwenhoff (l. c. blz. 100) twijfelt, of ook de planten met melksap, gom of hars dit vermogen bezitten. Voor dezen twijfel bestaat echter geen grond, daar zulke planten evenzeer als andere wondkurk vormen. Ik meen hierop te moeten wijzen, omdat dit punt voor een juist begrip van de beteekenis dezer vochten van groot belang is.

3) Frank, die Krankheiten der Pflanzen, Th. I.

Ik ga thans over tot de tweede der door mij te bespreken stoffen, namelijk de *gom*. Dr. Rauwenhoff betwijfelt, of aan den inhoud der gomkanalen en gomcellen dezelfde functie mag worden toegeschreven als aan het melksap.

Voor zooverre ik heb kunnen nagaan, was het trouwens ook tot voor korten tijd onbekend, dat bij gomafscheidende planten wonden door de uitstorting van dit product op dergelijke wijze gesloten kunnen worden, als bij andere planten door het melksap. Eerst de proeven van Moll [1]), die ik in mijn opstel aangevoerd heb, toonden zulk eene overeenkomst tusschen deze beide stoffen aan. Het schijnt, dat deze proeven aan de aandacht van Dr. Rauwenhoff ontsnapt zijn [2]), want waar hij in zijne critiek over deze proeven van Moll spreekt, noemt hij alleen die, welke met melkgevende planten genomen zijn (blz. 99).

Om deze reden acht ik het noodig, deze proeven hier uitvoeriger te vermelden, dan in mijn vorig opstel. Zij werden zóó genomen, dat bebladerde takjes op het eene been eener U-vormig gebogen buis gebonden werden, waarna dit been met water en het andere met kwik gevuld werd. Bij verreweg de meeste planten wordt, ten gevolge der door de kwikzuil uitgeoefende drukking, water in de takjes geperst, dat op de bekende wijze in druppels aan de randen en toppen der bladen uittreedt, of, gelijk Moll bij vele planten vond, in de luchtruimten der bladeren indringt. Toen echter aan deze proef gomafscheidende planten onderworpen werden, bij welke het ondereinde der afgesneden takjes door de uitgestorte heldere slijmmassa bedekt werd, verkreeg Moll de volgende uitkomsten:

Soorten.	Kwikdrukking in cM. Bij het begin der proef.	Aan het einde der proef.	Opgenomen water in cM3.	Duur der proef.
I. Gom-afscheidende planten.				
Urera platyphylla	23.5	22.5	0.4	2 dagen.
Sparmannia tuberosa	22.	22.	0	2 „
Tradescantia Warscewiczii	21.	21.	0	2 „
Abutilon malvaeflorum	21.	20.	0.5	28 uren.
II. Melksapgevende plant.				
Ficus aspera	19.	19.	0	2 dagen.

1) Moll, Ueber Tropfenausscheidung und Injection bei Blättern. Verslagen en Mededeel. d. K. Akademie v. Wet. 2e Reeks, Deel XV, 1880, blz. 237.

2) Dit blijkt o.a. ook daaruit, dat Dr. Rauwenhoff meent, dat ik ten onrechte de door Moll gevonden feiten voor nieuw houd, en dit beweren door het aanhalen van een oudere proef met een melkgevende plant tracht te staven (blz. 99. Noot).

Men ziet uit deze tabel, dat de gebruikte takjes, zelfs onder deze zeer gunstige omstandigheden geen of nagenoeg geen water konden opnemen, m. a. w. dat de wonden door het slijm evenzeer van de buitenwereld afgesloten werden, als dit bij melkgevende planten door het melksap pleegt te geschieden. Om dit laatste nog duidelijker te doen zijn, heb ik in de tabel ter vergelijking ook eene proef met een melksapgevende soort opgenomen.

Uit deze proeven blijkt m. i. zóó duidelijk, dat de gom zich in dit opzicht op dezelfde wijze gedraagt als het melksap, dat ik hier met de vermelding van dit feit volstaan en voor andere argumenten naar mijne in den aanvang geciteerde verhandeling verwijzen kan.

In de laatste plaats wensch ik de *hars* der naaldboomen te bespreken.

Zoo er al twijfel bestaan kon omtrent de beteekenis van melksap en gom, voor de hars der Coniferen is dit niet wel mogelijk. Wel meende men vroeger, dat deze stof een nutteloos bijproduct der stofwisseling is, doch deze meening wordt thans door niemand meer gehuldigd 1). Integendeel, de hars moet voor het leven der naaldboomen van groot belang zijn; dit blijkt uit de aanzienlijke hoeveelheden geassimileerd voedsel, die voor de bereiding van deze aan koolstof zoo rijke verbinding vereischt worden. Tot dezelfde overtuiging leiden ons ook de in de praktijk, bij het verzamelen van hars in het groot, opgedane ervaringen. Deze toch leeren, dat door een regelmatig aftappen van hars de jaarlijksche diktegroei der boomen niet zelden met een derde verminderd wordt 2). Dezelfde praktijk leert ons ook, dat de afscheiding van hars de wonden na korten tijd zóó volkomen sluit, dat men de wondvlakte telkens om de drie tot vijf dagen vernieuwen moet, wil men het uitvloeien van hars regelmatig laten voortgaan 3).

In de zoogenoemde harskanalen ligt eigenlijk geen hars, maar terpentijn; dit vloeit uit wonden uit en verandert hier, terwijl het zich met de zuurstof der lucht verbindt, in hars, waarbij het van eene vloeibare massa allengs in een vast lichaam overgaat. Door deze beide eigenschappen, namelijk de vloeibaarheid in de harskanalen en het allengs vast worden in aanraking met de lucht, is het

1) Zie o. a. Sachs, Lehrbuch d. Botanik, 4te Aufl. en de Bary, Vergleichende Anatomie.

2) Mohl, Ueber die Gewinnung des venetianischen Terpentins, Bot. Zeitung, 1853. S. 329. Zie ook Schacht, Der Baum.

3) Zie o. a. Wurtz, Dictionn. de Chim. Art. Résine.

bij uitstek geschikt om wonden te bedekken. Het bezit echter nog eene derde eigenschap, die hiertoe in hooge mate bijdraagt. Het dringt namelijk, op open wonden, niet alleen in de geopende cellen van het hout in, maar wordt ook door de wanden zelve opgenomen en imbibeert deze op zeer volkomene wijze 1). Terwijl het dan in de celholten en wanden hard wordt, beschermt het deze volledig tegen de schadelijke inwerkingen der lucht, met name tegen verrotting 2). Het is algemeen bekend, hoe zelden bij dennen ontbloote gedeelten van het hout of stompen van afgebroken takken aan verrotting en bederf onderhevig zijn, en hoe algemeen dit bij loofboomen het geval is. In de praktijk worden de wonden, die bij loofboomen door het afzagen van takken gemaakt worden, kunstmatig. b. v. door ze met teer te bestrijken, tegen bederf beschermd; bij naaldboomen weet ieder ervaren boomkweeker, dat zulk eene bewerking geheel overbodig is 3). Een sprekender bewijs voor de beteekenis der hars voor het sluiten van wonden kan men moeielijk verlangen, en zeer terecht noemt dan ook Frank, in zijne uitvoerige beschrijving van deze verschijnselen, de hars der Coniferen „eine natürliche Wundsalbe von vorzüglichster Wirkung."

Bedenkt men daarbij, dat de hars, zoolang zij in de harskanalen besloten blijft, zonder eenig verder verbruik blijft liggen, en dat zij nooit bij de stofwisseling in voedingsstoffen omgezet of voor andere doeleinden verbruikt wordt 4), dan blijkt daaruit voldoende, dat zij alleen bij verwondingen eene rol speelt.

Hiervoor pleit evenzeer de richting der harskanalen, vooral die der horizontale, daar deze o. a. bij het afscheuren van de schors in zoo grooten getale geopend worden, dat zij de geheele wond, hoe groot deze ook zij, zeer spoedig met het beschermend vocht kunnen bedekken.

Dat al deze feiten door Dr. Rauwenhoff over het hoofd gezien zijn, komt mij voor daaraan te zijn toe te schrijven, dat hij de afscheiding van hars bij de Coniferen verwart met de gomziekte der ooftboomen, die inderdaad in het uiterlijk eenige overeenkomst daarmede vertoont. Ik vermoed dit wegens de wijze, waarop hij zijn eenig argument ten opzichte der hars-afscheiding inkleedt. Dit argument luidt toch (blz. 102): „Waar de schrijver zegt, wonden

---

1) Mohl, Bot. Zeitung, l. c.
2) Zie o. a. Frank, Die Krankheiten der Pflanzen, Th. I.
3) Zie o. a. Frank, l. c.
4) De Bary, Vergleich. Anatomie.

in de stammen en takken van denneboomen ziet men dikwijls met zeer groote massa's hars bedekt, daar vergeet hij, dat dit een geheel ander, en wel een pathologisch verschijnsel is, waarbij de celwanden en celinhouden in hars (en hetzelfde geldt voor de gom bij de zoogenaamde *gummosis* der ooftboomen) worden omgezet, en waarbij de wonden niet geheeld, maar integendeel voortdurend vergroot worden, zoodat ook het leven der plant daardoor wordt bedreigd." Deze uitspraak, hoewel juist voor de gomziekte der ooftboomen, is, ook blijkens de zooeven medegedeelde feiten, in geen enkel punt op de naaldboomen toepasselijk.

De feiten, die ik thans in korte trekken geschetst heb, zullen, naar ik vertrouw, in verbinding met hetgeen reeds in mijn eerste opstel medegedeeld werd, den opmerkzamen lezer van de juistheid mijner stelling overtuigd hebben. En daar deze stelling ons tusschen talrijke, tot nu toe geheel geïsoleerde feiten een bepaald verband doet zien, en zij, zooverre mij bekend is, met geen enkel goed geconstateerd feit in strijd is, acht ik mij ten volle gerechtigd, haar openlijk uit te spreken.

Dat hiermede het onderzoek op dit gebied geenszins uitgeput is, en dat aan eene volledige verklaring van de door mij bestudeerde verschijnselen nog veel ontbreekt, wat eerst door experimenteel onderzoek kan aangevuld worden, spreekt van zelf. Maar voor zulk een onderzoek zijn uit den aard der zaak hypothesen en vragen noodig; zonder deze toch kan geen wetenschappelijke proef genomen worden. Tot nog toe ontbrak het op dit gebied aan eene voorstelling, waaraan men zijne hypothesen voor het onderzoek kon ontleenen, en hetgeen ik door mijne stelling meen gewonnen te hebben, is juist dit, dat zij tot tal van vragen aanleiding geeft, van wier verdere beantwoording eene grondiger kennis van deze in vele opzichten nog zoo raadselachtige verschijnselen verwacht mag worden.

Amsterdam, Mei 1881.

(Maandblad voor Natuurwetenschappen Jrg. 11, 1882. p. 1).

HET RINGZIEK DER HYACINTHEN.

Meer en meer wint de overtuiging veld, dat de ziekten onzer cultuurplanten in zeer talrijke gevallen toe te schrijven zijn aan de aanwezigheid van kleine planten of dieren, die zich ten koste van het weefsel der door hen aangetaste gewassen voeden en vermenigvuldigen, en zoodoende den dood dezer deelen veroorzaken. En met deze overtuiging gaat een tweede hand in hand, nl. die, dat alleen een grondige kennis van deze parasietische wezens den waren grondslag eener rationeele behandeling der plantenziekten kan vormen. Het spreekt dus van zelf, dat het van het hoogste belang is, te weten, door welk soort van parasieten eene ziekte veroorzaakt wordt; want eerst als men dit weet, kan men er toe overgaan, den parasiet nader te bestudeeren, en zóó die waarnemingen en gevolgtrekkingen te verzamelen, die ons den weg voor een doelmatige bestrijding der ziekte kunnen wijzen.

Om deze reden wensch ik de aandacht van hen, die in de cultuur der hyacinthen belang stellen, te vestigen op eene mededeeling van den Heer Ed. Prillieux te Parijs, over het ringziek der romeinsche hyacinthen, dezer dagen in het Journal de la Société nationale d'Horticulture (3e Serie III, 1881, p. 253—260), verschenen.

De Heer Prillieux deelt daarin mede, dat de genoemde ziekte veroorzaakt wordt door wormpjes van den vorm der gewone vleesch-trichinen, die in uiterst groot aantal in de door het ringziek aangetaste organen der hyacinthen worden waargenomen.

Deze waarneming was geheel nieuw en onverwacht; omtrent de oorzaak dezer ziekte wist men niets. Dit is des te meer bevreemdend, omdat het ringziek op de Haarlemsche bloembollenkweekerijen van oudsher bekend is, ja aldaar de gevaarlijkste en meest verspreide, men zou kunnen zeggen de ziekte bij uitnemendheid, vormt. Daarbij komt, dat de bedoelde parasieten, die ik voortaan, om de groote gelijkenis van hun vorm en hunne bewegingen met allen, *hyacinthen-aaltjes* zal noemen, uiterst gemakkelijk te zien zijn, zoo men slechts dunne doorsneden uit de aangetaste deelen bij een zwakke vergrooting door een microscoop beschouwt.

Dat de door den Heer Prillieux beschreven ziekte der romein-

sche hyacinthen werkelijk dezelfde is, als het ringziek der Haarlemsche kweekerijen, is mij door den Heer J. H. Krelage medegedeeld, die tevens de vriendelijkheid had mij in November j.l. een paar partijen bollen ter onderzoeking toe te zenden. Beide partijen waren door de genoemde ziekte aangetast, de eerste was afkomstig uit Frankrijk, en wel van dezelfde streek, vanwaar ook Prillieux zijne bollen ontvangen had; de laatste was op de kweekerij van den Heer Krelage zelven geoogst.

Beide partijen bleken bij onderzoek in zeer sterke mate door de hyacinthen-aaltjes aangetast te zijn. In de Haarlemsche bollen, die het nauwkeurigst onderzocht werden, lagen op alle zieke plaatsen talrijke aaltjes in het weefsel, sommige in de cellen opgerold en rustende, andere in levendige beweging. Naast volwassen exemplaren werden ook eieren en jonge dieren van allerlei grootte gezien. Uit de geheel vergane schubben konden de aaltjes in grooten getale vrij gemaakt worden; in een vlak schaaltje met water gebracht gingen zij voort zich met groote snelheid te bewegen. Op deze wijze konden zij gemakkelijk onderzocht worden.

Het feit, dat aalvormige wormpjes onze hyacinthen ziek maken, staat niet alleen. Sints langen tijd toch kent men bij tarwe, rogge, kaardebollen en enkele andere planten ziekten, die niet zelden groote schade aanrichten, en die door soortgelijke diertjes veroorzaakt worden.

Na deze uitweiding keer ik tot de mededeeling van den Heer Prillieux terug, en ontleen daaraan nog de volgende bizonderheden:

Op de bladen van eene partij door het ringziek aangetaste romeinsche hyacinthen, afkomstig van de kweekerij des Heeren H. Vilmorin, nam Prillieux in Maart helder gele vlekken waar, meestal langwerpig van vorm en zonder scherpe grenzen. Soms waren zij zoo talrijk, dat de bladen er als gemarmerd uitzagen. Onderzocht hij zulke bladen onder een microscoop, zoo zag hij in de nabijheid der gele plekken de aaltjes in uiterst groot aantal, mannelijke en vrouwelijke exemplaren, met eieren en jongen in allerlei toestanden van ontwikkeling. Zonder twijfel zijn deze aaltjes uit den bol in de bladen gekomen, en hebben zij zich hier ten koste van het bladweefsel gevoed en vermenigvuldigd. De aangetaste bladen sterven dan ook in den regel vroeger dan de andere.

Uit de bladen dalen de aaltjes, volgens Prillieux's meening, weer in de bollen af. De onderste deelen der bladen zwellen later

sterk aan en worden in vleezige schubben veranderd, die van de overige schubben niet meer onderscheiden kunnen worden. In deze schubvormig verbreede onderstukken der bladen vindt men nu gedurende den geheelen zomer de aaltjes; aanvankelijk liggen zij alleen in de bovenste deelen der schubben, doch langzamerhand dringen zij naar beneden door, en bereiken eindelijk ook de schijf of stoel. Is deze aangetast, dan kan men zeggen dat de bol verloren is, want van daaruit kunnen zich de aaltjes in de overige schubben begeven, alsmede in de jonge kiemen van de bladen, die in het volgend voorjaar zich zullen moeten ontplooien.

Op deze wijze plant de ziekte zich van het eene jaar op het andere voort. Daarbij vermenigvuldigen de aaltjes zich voortdurend in sterke mate, want ten allen tijde vindt men behalve de volwassen dieren, ook nog eieren en jongen.

Onze parasieten worden door Prillieux met den naam van *Tylenchus Hyacinthi* bestempeld. Het zijn zeer dunne doorschijnende kleurlooze diertjes van ongeveer 1 mm. lengte, die als ze in water liggen, met het bloote oog nog juist even gezien kunnen worden. Aan beide uiteinden loopt het lichaam van het dier smal toe; aan het voorste neemt men den mond waar.

Tot zoover Prillieux.

Aan het einde van deze mededeeling nog een enkel woord over de vraag, die iedere kweeker van hyacinthen natuurlijk doen zal: wat leert ons deze waarneming omtrent de wijze, waarop ringzieke hyacinthen moeten behandeld worden? Het antwoord is, gelijk ieder, die met zulke zaken bekend is, verwachten zal: Rechtstreeks nog niets. Doch zij wijst ons den weg, waarop men er toe komen kan, een rationeele behandeling te vinden, en daardoor de schade, die de ziekte jaarlijks aanricht, zoo niet geheel te voorkomen, dan toch, ten minste waarschijnlijk, zeer belangrijk te verminderen. Doch om dit doel te bereiken is veel meer noodig, dan een eenvoudig microscopisch onderzoek der zieke bollen. Het is volstrekt noodzakelijk de geheele levenswijze der aaltjes in alle bizonderheden na te gaan, en hunne eigenschappen nauwkeurig te bestudeeren. Kunnen zij zich in den grond van zieke naar gezonde bollen begeven? Kunnen de eieren wellicht een zomer in den grond overblijven? zoodat de jongen in het najaar de nieuw geplante bollen overvallen? Welke grond, welk weer en welke omstandigheden begunstigen of vertragen hunne vermenigvuldiging? Bevinden zij zich tijdens het uitloopen der bollen soms uitsluitend of voor verreweg het grootste gedeelte in de

bollen zelven? Zijn zij ook zelven de prooi van parasieten of andere vijanden, en hoe kan men de vermenigvuldiging van dezen bevorderen?

Uit deze enkele vragen, die zonder moeite met tal van andere vermeerderd zouden kunnen worden, kan men zich eenigszins een denkbeeld maken van den weg, dien het onderzoek dezer ziekte in te slaan heeft, en van de bezwaren, die het zal moeten overwinnen. Het is mijne innige overtuiging, dat zulk een onderzoek, al moge het ook jaren van algeheele toewijding kosten, volstrekt noodzakelijk is, wil men ooit van Prillieux's waarneming practische vruchten plukken. Doch aan de andere zijde twijfel ik er niet aan of ernstige studie zal op dit gebied aan de praktijk belangrijke diensten kunnen bewijzen.

Amsterdam, November 1881.

SUR LA FONCTION DES MATIÈRES RÉSINEUSES DANS LES PLANTES.

Dès les premiers temps de la physiologie végétale, on savait qu'un grand nombre de plantes produisent des liquides de nature spéciale, qui sont contenus dans des réservoirs particuliers, et qui ne quittent pas le corps de la plante, à moins qu'une lésion ne vienne ouvrir les cavités qui les renferment. Malpighi avait donné à ces liquides le nom de „sucs propres", et aux organes qui les contiennent celui de „vaisseaux propres", noms que malheureusement on a aussi appliqués plus tard à des liquides et à des organes entièrement différents, de sorte qu'aujourd'hui ils sont tombés en désuétude presque complète. Grew distingua les vaisseaux propres en vaisseaux lactifères, gommifères, résinifères et mucilaginifères. Les contenus de tous ces organes, — suc laiteux, gomme, résine et mucilage, — se ressemblent en ceci, qu'ils découlent de blessures récentes à l'état liquide ou semi-liquide, puis se transforment peu à peu, à la surface de la partie blessée, en masses plus solides, ordinairement très tenaces. Par la plupart de leurs autres propriétés, relatives tant à la composition chimique qu'au mode de production, ils s'éloignent beaucoup les uns des autres. En ce qui concerne la signification anatomique de ces organes, jadis appelés vaisseaux, on a également reconnu qu'elle est loin d'être la même pour les diverses espèces ci-dessus nommées, ni même pour des organes que Grew comprenait sous une dénomination unique; aussi, dans les derniers temps, a-t-on entièrement renoncé, du point de vue anatomique, à la réunion des sucs propres en un seul et même groupe.

Ce qui vient d'être dit n'empêche pas, naturellement, que le rôle physiologique de ces sucs ne puisse être le même; mais, justement à l'égard de ce rôle, la plus grande incertitude règne dans les écrits des botanistes. Au sujet de quelques-unes de ces matières, et notamment au sujet du suc laiteux, les théories les plus singulières ont successivement été émises, puis après avoir suscité des discussions ardentes et plus ou moins prolongées, sont retombées dans un profond oubli. Une littérature étendue et riche en faits s'est ainsi formée, mais toutes ces études ont si peu conduit à une vue claire de la signification physiologique des sucs

propres, que M. Sachs, dans la dernière édition de son Traité de botanique, a encore pu dire que le caoutchouc dans les vaisseaux laticifères, les résines et les substances qui les engendrent dans les canaux résinifères, enfin la gomme et les matières analogues dans les canaux gommifères sont au nombre des substances dont le rôle, dans l'économie de la plante, est jusqu'ici entièrement inconnu 1).

Cette remarque de M. Sachs montre combien la question réclame encore de recherches. Ajoutons que, depuis l'apparition du Traité de M. Sachs, différents auteurs ont tracé a voie conduisant à une notion déterminée des fonctions de la résine des Conifères, tandis que, d'un autre côté, on a publié des expériences qui dévoilent clairement une grande affinité physiologique entre les diverses matières ci-dessus nommées. Je crois donc qu'il ne sera pas sans intérêt de rassembler et de coordonner les faits et les opinions qui abondent à ce sujet dans la littérature botanique, mais qui s'y trouvent tellement dispersés que l'étude en devient très pénible; réunis, ils nous sera plus facile d'examiner quel résultat positif s'en laisse déduire et quelles indications on peut y puiser pour des recherches ultérieures.

Les faits qui contribuent à jeter du jour sur la question dont nous traitons, se laissent répartir, sans effort, en trois grandes catégories, suivant qu'ils ont rapport au développement historique de nos connaissances sur la matière, ou qu'ils appartiennent au domaine de l'anatomie comparée, ou qu'ils sont de nature physiologique. Dans le présent travail je m'occuperai exclusivement de ce dernier groupe de faits, en renvoyant pour les deux autres, ainsi que pour quelques arguments physiologiques non cités ici, à un Mémoire que j'ai publié récemment, sous le titre de Ueber einige Nebenprodukte des pflanzlichen Stoffwechsels, *Opera* IV, p. 313. Il y a d'autant moins d'inconvénients à renfermer la discussion dans ces bornes, que les trois catégories d'arguments conduisent à des conclusions parfaitement identiques.

Ainsi qu'il ressort de ce qui précède, le groupe des sucs propres, établi par Malpighi, comprend les substances connues aujourd'hui sous les noms de térébenthine, résine, gommes-résines, baumes, mucilage, gomme et suc laiteux. Parmi elles, la téré-

---

1) Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4e éd., p. 676.

benthine et la résine doivent être placées au premier rang, tant parce qu'elles sont très généralement répandues dans le règne végétal, que parce qu'on a pu en acquérir une connaissance très exacte chez les plantes qui sont cultivées en grand pour la production de ces deux matières. Les plantes que j'ai ici en vue sont surtout les Conifères, et je me propose de faire d'abord une étude détaillée de la fonction des matières résineuses de ces arbres, avant d'examiner le rôle des autres substances. Cette marche me paraît être la mieux appropriée au but, car les faits que j'ai colligés dans les ouvrages spéciaux sur ces deux matières mènent comme d'eux-mêmes à une connaissance exacte de leur fonction, connaissance qui peut ensuite servir de guide pour étendre la même étude au règne végétal entier et aux autres produits en apparence si divers. Je commence donc par:

La fonction des matières résineuses chez les Conifères.

Autrefois, on admettait généralement que les matières résineuses des Conifères doivent être regardées comme des produits accessoires et inutiles des phénomènes de nutrition, comme des matières qui, ayant pris naissance dans différentes transformations chimiques au sein des cellules et n'étant plus susceptibles d'aucun emploi, étaient emmagasinées à des places déterminées dans le corps de la plante, afin de nuire aussi peu que possible à l'assimilation ultérieure. Des recherches plus récentes ont montré, toutefois, que cette hypothèse n'est plus acceptable aujourd'hui, puisque, bien au contraire, de très grandes quantités d'éléments nutritifs sont annuellement consommées pour la formation de la résine. C'est ce qui ressort déjà de la composition chimique des matières résineuses. L'essence de térébenthine, la première et la plus importante de ces combinaisons, celle dont paraissent dériver toutes les autres, suivant les cironstances, est en effet le corps le plus riche en carbone qui existe dans l'arbre, et sa production exige par conséquent une quantité relativement beaucoup plus grande des matières assimilées ordinaires (surtout de glucose), d'autant plus qu'elle ne se forme probablement aux dépens de celles-ci que par une longue série de transformations chimiques [1]. En d'autres termes, pour un poids déterminé de résine [2], des

1) Frank, Die Krankheiten der Pflanzen, I, 1881, p. 82.

2) Consultez sur la signification du mot „résine" et sur les mélanges

poids beaucoup plus considérables d'aliments organiques doivent être consommés.

On est conduit à ce même résultat par l'expérience acquise dans la pratique. Si la résine ne constituait dans les canaux résinifères qu'un produit excrété inutile, il serait évidemment indifférent pour la plante, sinon avantageux, que cette matière s'écoulât de ses réservoirs à la suite de blessures; en aucun cas, la plante ne pourrait en souffrir. Or, la considération même superficielle des notions empiriques fournies par l'exploitation en grand des arbres résineux montre qu'il est loin d'en être ainsi. L'extraction de la résine affaiblit les arbres à un haut degré, et il n'est pas rare que l'accroissement du bois s'en trouve diminué d'un tiers. C'est aussi un fait connu qu'on ne doit commencer à soumettre au gemmage que les arbres âgés de 20—25 ans, attendu que les sujets plus jeunes ne sont pas encore en état de supporter la perte. Il y a deux méthodes d'exploitation. Dans le „gemmage à mort" on s'efforce de soutirer à l'arbre la plus grande quantité possible de résine, mais la conséquence est que l'arbre meurt au bout de 3 ou 4 ans. Aussi cette méthode n'est-elle appliquée qu'à des arbres qui, pour l'une ou l'autre raison, n'en devraient pas moins être abattus à terme assez court. Dans la méthode ordinaire, ou „gemmage à vie", la saignée est au contraire modérée avec soin, pour que le préjudice ne devienne pas trop notable, et on sait qu'avec un pareil traitement la récolte de la résine peut être continuée avantageusement, sur le même arbre, pendant 60—80 ans. Beaucoup d'autres faits d'expérience conduisent à la même conclusion, de sorte qu'il n'y a aucun doute qu'une forte perte de résine ne soit nuisible aux arbres, tandis que, en cas de déperdition moindre, la matière exsudée est peu à peu remplacée par d'autre, nouvellement formée. On voit donc que, dans les opérations susdites, ce ne sont pas des matières inutiles ou nuisibles qui sont soustraites à la plante, mais des combinaisons très importantes, dont la production nouvelle, ainsi provoquée, s'accompagne toujours d'une perte considérable en éléments nutritifs assimilés.

Les procédés employés pour la récolte de la résine nous apprennent aussi que la production de cette substance chez les

---

souvent très complexes qui sont habituellement désignés sous ce nom: Wiesner, Die technisch verwendeten Gummi-arten, Harze und Balsame, et Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreichs.

Conifères ne doit pas être regardée comme une maladie, analogue, par exemple, à la maladie gommeuse du cerisier et de quelques autres arbres fruitiers. Dans ces cas, en effet, la formation de la gomme, à la suite d'une lésion locale, s'étend de plus en plus loin et par là devient souvent dangereuse pour la vie de la plante; chez les Conifères, il faut tout à l'inverse, pour entretenir l'écoulement de la résine, rafraîchir tous les deux ou trois jours l'incision. Néglige-t-on ce soin, la plaie se ferme et l'exsudation résineuse s'arrête. Il est d'ailleurs généralement connu que la maladie gommeuse dépend d'un phénomène de désorganisation des tissus les plus divers, tandis que la formation de la résine, chez les Conifères, a lieu dans des organes spéciaux destinés à cet usage.

De ce qui vient d'être dit, il appert que la production des matières résineuses est une fonction normale et importante dans la vie des Conifères, et qui doit par conséquent avoir pour ces arbres un résultat déterminé. Mais de quelle nature est ce résultat? A cet égard, les recherches anatomiques fournissent une indication précieuse, car elles nous apprennent que la résine, partout où elle occupe des réservoirs entièrement clos, n'est pas consommée, mais reste en place, sans éprouver de changement, jusqu'à la mort des organes 1). Elle ne prend donc aucune part à la transsubstantiation formative, ou, en général, aux processus normaux de la vie.

Par contre, on sait que les blessures des Conifères laissent écouler la résine sous la forme d'une masse visqueuse épaisse, qui à l'air durcit peu à peu. Dans tout bois de pins on peut observer ce phénomène et souvent trouver la résine accumulée en quantités très considérables à la surface des parties blessées. Parfois de grandes plaies, produites par l'arrachement de l'écorce, sont couvertes d'une couche continue, et même çà et là assez épaisse, de résine. Un pareil recouvrement ne s'opère, à raison de la nature de la masse exsudée, qu' avec beaucoup de lenteur mais cela n'empêche pas qu'il ne puisse atteindre un haut degré de perfection. Dans une jeune pinède des environs de la Haye, on a percé il y a quelque temps un nouveau sentier, ce qui a exigé la suppression d'un grand nombre de branches, tant grosses que minces. Quelques mois après, j'ai vu toutes les plaies, même les plus grandes, complètement recouvertes d'un enduit résineux.

Mais non seulement la résine, en pareil cas, s'étend à la surface

1) Da Bary, Vergleichende Anatomie, p. 142.

des plaies, elle pénètre aussi à l'intérieur du bois dénudé, y remplit les cavités des cellules et imbibe leurs parois. Cette imbibition est si parfaite, que grâce à elle le bois se trouve ordinairement protégé d'une manière très efficace contre les influences pernicieuses de l'atmosphère et spécialement contre la pourriture. Quiconque a comparé les suites de très grandes blessures chez les pins et chez nos arbres feuillés ordinaires, doit avoir été frappé du fait que ces blessures, telles par exemple qu'en produit la rupture de grosses branches près de leur origine, deviennent si fréquemment chez les arbres feuillés la source d'une pourriture lente ou consomption de tout l'intérieur du tronc, tandis que chez les pins cela n'est que très rarement le cas [1]). La cause de cette différence, qui joue un rôle si important dans la sylviculture, est bien connue de tous les arboriculteurs; c'est la résine qui, chez les Conifères, forme un si excellent moyen de conservation du bois. M. Frank, dont le récent Traité (l. c., p. 159) décrit en détail la production de la résine chez les Conifères, signale à différentes reprises les avantages qui résultent pour ces arbres du recouvrement de leurs plaies par la résine, et il compare ce recouvrement au goudronnage pratiqué sur les plaies des arbres feuillés, opération dont une expérience séculaire a montré la complète inutilité pour les pins. Aussi appelle-t-il la résine un vulnéraire naturel, d'une efficacité souveraine.

M. Hartig n'est pas moins explicite à l'égard des bienfaits de la résine. Après avoir décrit minutieusement la part que différents Champignons prennent à l'altération du bois mis à découvert par des blessures, et en particulier les maladies occasionnées dans le bois de certains Conifères par le mycélium d'Hyménomycètes parasites, il mentionne comment, à la limite du bois mourant et du bois sain, peuvent se produire des extravasations de résine, substance qui imprègne alors si complètement la couche limite, que cette couche devient impénétrable au mycélium des Champignons et contribue ainsi à garantir d'un danger imminent la partie non encore attaquée de l'arbre.

Les exemples qui précèdent, et dont il ne serait pas difficile d'augmenter le nombre, suffisent à prouver que la résine des Conifères, en recouvrant leurs plaies, concourt dans une large

---

1) Voir aussi: R. Hartig, Die Zersetzungserscheinungen des Holzes, 1878 p. 84.

2) R. Hartig, l. c., p. 91.

mesure à atténuer pour eux les suites fâcheuses que les lésions entraînent ordinairement chez les autres arbres.

Maintenant, toutefois, se présente la question de savoir si c'est dans cette participation à la guérison des plaies que doit être cherchèe la vraie fonction de la résine. Pour pouvoir répondre d'une manière complète à cette question, nous devons, d'une part, considérer la distribution des canaux résinifères et, d'autre part, fixer notre attention sur les propriétés particulières des produits résineux.

Suivant leur direction, les canaux résinifères du bois et de l'écorce des Conifères peuvent être divisés en horizontaux et verticaux. Surtout la situation des premiers parle clairement en faveur de la présomption ci-dessus énoncée. Ils s'étendent dans les rayons médullaires, par exemple chez *Abies excelsa, Larix europœa, Pinus sylvestris*, et à l'ordinaire on ne les trouve pas dans tous les rayons, mais seulement dans des rayons spéciaux, qui se distinguent à première vue des autres par leur épaisseur plus grande. Dans le bois, ces canaux sont généralement très étroits, mais à leur terminaison dans l'écorce ils sont presque toujours fortement élargis et par conséquent beaucoup plus riches en résine. Ils n'ont de communication ni entre eux, ni avec les canaux verticaux. Lors de la destruction d'une partie de l'écorce, par exemple sous la dent des animaux sauvages, ces canaux sont ouverts en grand nombre et rendent alors d'excellents services pour le recouvrement complet de la plaie.

Les canaux résinifères verticaux parcourent le bois et l'écorce sur de grandes longueurs et communiquent en divers points les uns avec les autres. Grâce à cette disposition, ils peuvent amener des quantités considérables de résine et contribuer ainsi à la guérison de toute plaie qui pénètre transversalement dans l'écorce ou dans le bois.

Une très remarquable propriété des canaux résinifères du bois est la suivante, que M. Frank a décrite chez le *Pinus sylvestris*. Tout autour des cellules de l'épithélium, on trouve ici une couche de cellules allongées, dont les parois sont minces et peu pénétrées de matière ligneuse; ces cellules, d'après M. Frank, développent la pression à laquelle la résine est soumise dans le canal et en vertu de laquelle elle s'épanche à la surface des plaies récentes. En présence du fait que le bois est constitué presque entièrement de cellules sans contenu et paraît par conséquent incapable d'exercer par lui-même une pression sur les canaux résinifères, la

particularité en question offre un haut intérêt. Car elle nous apprend que cette pression, loin d'être simplement un effet secondaire de la tension des cellules ambiantes, doit bien dûment être regardée comme de la plus grande importance pour les plantes résinifères. Plus que tout autre phénomène, ce fait indique que la signification des matières résineuses, chez les Conifères, doit être cherchée dans les fonctions qu'elles remplissent en s'écoulant des plaies.

Une circonstance également digne d'attention, c'est que les blessures n'ont pas seulement pour conséquence un écoulement de résine des canaux déjà existants, mais qu'elles donnent lieu aussi à l'apparition d'un grand nombre de nouveaux canaux résinifères dans le bois traumatique qui se forme près d'elles, et par là contribuent directement à augmenter la quantité de résine dans leur voisinage immédiat. M. Ratzeburg avait déjà mentionné que les couches ligneuses qui prennent naissance après une lésion, sont plus abondamment pourvues de canaux résinifères que le bois normal du même arbre; surtout chez le Mélèze, les couches recouvrantes sont souvent extrêmement riches en organes de ce genre, et dans l'écorce de ces formations nouvelles il n'est pas rare de rencontrer, en nombre anormal, des accumulations de résine. Aussi après l'abattage de branches, ou quand le bois a été attaqué par différents insectes, M. Ratzeburg a observé la multiplication des canaux résinifères.

On peut donc provoquer artificiellement la formation de nouveaux canaux résinifères, au moyen de lésions convenablement pratiquées sur des tiges ou des branches en voie d'accroissement. même de petites incisions, pénétrant jusque dans le bois, suffisent pour produire ce résultat, ainsi que je l'ai observé très nettement dans le bois traumatique d'une jeune branche d'*Abies nigra*, dans laquelle j'avais fait, en 1872, quelques incisions longitudinales. Entre ces plaies s'étaient formés, très nombreux et très rapprochés les uns des autres, de nouveaux canaux résinifères, disposés suivant un cercle concentrique aux lignes d'accroissement annuel [1]).

Ces dernières observations déposent si nettement en faveur d'une relation entre la résine et les lésions, qu'elles seules devaient déjà faire présumer que le rôle de la résine consiste dans son action conservatrice sur les tissus dénudés. Mises en rapport

---

1) *Opera IV*, p. 121.

avec les autres faits communiqués, elles nous apprennent que la formation si compliquée des canaux résineux est adaptée tout entière, de la manière la plus parfaite, à ce but conservateur.

A la même conclusion conduit aussi l'étude détaillée des propriétés des matières qui sont sécrétées dans les canaux résinifères. Ceux-ci, en réalité, ne contiennent pas de résine, mais des combinaisons susceptibles de se transformer en cette substance sous l'influence oxydante de l'air 1). Selon l'opinion reçue, le produit originaire des canaux résinifères est à l'état d'essence de térébenthine, dont l'élément principal consiste en carbures d'hydrogène de la composition des terpènes ($C_{10}H_{16}$) 2). Au contact de l'atmosphère, ces carbures absorbent de l'oxygène et se changent peu à peu en résine, de sorte que les masses exsudées des plaies constituent des mélanges variables de résine et d'essence de térébenthine. Les plaies fraîches laissent écouler de l'essence pure, ou un mélange dans lequel l'essence domine fortement; l'enduit dont ce mélange recouvre les plaies durcit et se transforme entièrement en résine après un temps suffisant. Il serait difficile d'imaginer une adaptation mieux entendue à la guérison des plaies.

Une autre adaptation au même but nous est offerte dans l'imprégnation, par la résine, des fibres ligneuses mourantes ou mortes. Ce sujet extrêmement intéressant a déjà été étudié par von Mohl, en 1859 3). Il fit voir que dans les parties vivantes du corps ligneux la résine n'existe que dans les canaux résinifères 4); mais il ajoute immédiatement que cela n'est pas toujours le cas pour les couches annuelles déjà anciennes. Dans celles-ci, la résine se présente aussi comme substance infiltrée, qui imprègne les parois cellulaires, remplit çà et là plus ou moins complètement les cavités des cellules et se rassemble dans les fentes du bois. Von Mohl constata ce fait aussi bien dans les espèces dont le

---

1) Hlasiwetz dans: Wiesner, Die technisch verwendeten Gummi-arten, Harze und Balsame, 1869, p. 72.

2) Frank, Die Krankheiten etc., p. 75.

3) Von Mohl, Bot. Zeitung, 1859, p. 340.

4) Qu'il me soit permis de rappeler ici que la méthode suivie par quelques auteurs pour déceler la résine dans les coupes microscopiques, au moyen de la matière colorante de l'alcanna, peut conduire à des conclusions inexactes. Des résultats parfaitement sûrs s'obtiennent le plus facilement par la méthode connue de M. Franchimont (De terpeenharsen, 1871), consistant à soumettre les branches au traitement préalable par l'acétate de cuivre.

bois est riche en canaux résinifères, que dans celles où ces canaux sont bornés à l'écorce (par exemple, *Abies pectinata*). Mais, tandis que chez les premières l'imprégnation est un phénomène très général, chez les dernières elle ne se rencontre, par la nature même des choses, que dans une mesure assez restreinte.

Cette imprégnation s'opère à un degré beaucoup plus prononcé dans les souches d'arbres abattus, dans les chicots morts qu'ont laissés sur le tronc les branches cassées, et même assez souvent dans la partie inférieure de branches encore vivantes. Il en est de même partout où l'activité vitale est affaiblie par des lésions internes ou externes. Ainsi, par exemple, c'est un fait d'observation vulgaire qu'au voisinage des entailles pratiquées aux arbres dont on extrait la résine, le bois absorbe une partie de la matière excrétée par les plaies et occasionne en conséquence une perte souvent sensible. Il est inutile de rappeler encore une fois que cette imbibition de la résine dans le bois, qui dépérit par l'effet de l'âge ou d'une lésion, constitue pour la partie vivante du corps ligneux, surtout en cas de plaies profondes, un excellent préservatif contre la pourriture et les autres actions malfaisantes de l'atmosphère.

Les résultats auxquels nous ont conduits les études brièvement exposées ci-dessus peuvent être résumés, notamment pour le Pin ordinaire, de la manière suivante. Par l'abondance des canaux résinifères dans le bois et l'écorce des Conifères, par l'expression lente mais régulière de leur contenu à la surface des plaies récentes, par les remarquables propriétés chimiques de ces produits de sécrétion, et enfin par une série d'adaptations spéciales, le recouvrement des plaies accidentelles et leur protection contre toutes sortes de préjudices sont assurés d'une façon aussi parfaite qu'on puisse l'imaginer. Le traitement artificiel le plus intelligent, appliqué aux plaies des arbres à feuilles, peut à peine rivaliser avec ce processus de curation naturelle. Or, l'importance extrême de la guérison des plaies pour la vie de ces plantes est suffisamment démontrée par les suites désastreuses que les blessures graves ont si souvent chez les arbres ordinaires. Si l'on réfléchit, en outre, que les Conifères sacrifient à la formation de la résine des quantités très considérables de matériaux nutritifs, et que ce produit de sécrétion, partout où il y a absence de lésion, reste confiné dans les canaux résinifères, sans consommation ultérieure, il semblera permis de conclure que la fonction de ces canaux et de leurs produits doit être cherchée dans la part qu'ils prennent à la guérison des plaies.

La fonction des sucs, analogues à la résine des Conifères, qu'on trouve chez d'autres plantes.

Après avoir reconnu que la solution de la question posée ne suscite aucune espèce de difficultés en ce qui concerne les Conifères, nous allons maintenant examiner si les autres matières, qui se rapprochent physiologiquement la résine de ces arbres, ont aussi à remplir dans la vie des plantes un rôle analogue. Les sucs dont il s'agit ont déjà été nommés au début de ce travail; les principaux sont, comme on se le rappellera, les matières résineuses, la gomme et le suc laiteux. Parmi eux, toutefois, le suc laiteux mérite encore une mention spéciale, en tant qu'il n'appartient qu'en partie à notre sujet. Chacun sait que le suc laiteux est du nombre des matières qui, de longue date, ont attiré plus que d'autres l'attention des phytotomistes. Les nombreuses recherches auxquelles il a donné lieu ont conduit aux résultats les plus remarquables quant à la nature des organes qui le renferment. On a été moins heureux dans l'étude physiologique du rôle que le suc laiteux joue dans l'économie des plantes. Des opinions très diverses ont été émises à cet égard, mais aucune certitude n'a encore été acquise. La raison en est surtout que le suc laiteux, en vertu de sa composition chimique extrêmement complexe, a probablement à remplir des fonctions très différentes, lesquelles jusqu'ici n'avaient pu être étudiées isolément les unes des autres. Cela n'est devenu possible que lorsque M. Sachs 1) eut montré que les éléments essentiels du suc laiteux se laissent partager en deux groupes, dont l'un comprend les substances nutritives et l'autre les produits dits de sécrétion, c'est-à-dire, principalement, le caoutchouc, la résine et la cire. Cette distinction nous fait connaître le rapport du suc laiteux aux autres sucs propres, car il est de toute évidence que ce rapport doit être cherché, non dans la présence des substances nutritives, mais exclusivement dans celle des matières qui ne servent plus à la nutrition. Lors donc que je parlerai du rôle du suc laiteux, j'aurai toujours en vue la signification qu'il possède à raison de ceux de ses éléments que M. Sachs rapporte à la seconde catégorie 2.)

Après ces remarques préliminaires, je vais reprendre, au sujet des principaux produits de sécrétion ci-dessus nommés, les questions étudiées à l'égard des Conifères, et par conséquent cher-

1) Sachs, Experimentalphysiologie, p. 380.

2) Pour ce qui regarde les autres éléments du suc laiteux, je renvoie au Mémoire, déja cité, que j'ai publié dans *l'Opera IV*, p. 313.

cher, en premier lieu, si ces matières sont des produits accessoires inutiles de l'échange nutritif, ou bien si elles ont à remplir un rôle important dans la vie des plantes.

Quand on considère l'abondance de ces matières dans le règne végétal, leur composition souvent très complexe, la structure anatomique élevée que leurs réservoirs ont acquise dans une foule de cas, et enfin les quantités considérables de substances nutritives nécessaires à leur formation, on ne saurait douter que les plantes ne doivent retirer de la possession de ces sucs quelque bénéfice notable. Suivant les idées généralement admises aujourd'hui, l'acquisition de propriétés et d'organes déterminés, au cours des générations successives, n'a lieu en effet que sous l'influence de la sélection naturelle dans la lutte pour l'existence, et par conséquent les propriétés qui dans cette lutte constituent un avantage pour leurs possesseurs peuvent seules arriver à un haut degré de développement. Réciproquement, du haut degré de différenciation que nous constatons ici dans un très grand nombre de cas, on peut donc conclure avec certitude à un avantage prononcé dans la lutte pour l'existence, en d'autres termes, à une utilité réelle pour les espèces en question.

Mais il est non moins évident que cette utilité doit être d'une nature très spéciale. Car, bien que les sécrétions dont il s'agit soient largement répandues dans le règne végétal, il s'en faut de beaucoup qu'on les trouve chez toutes les plantes, sans exception. C'est ainsi qu'elles sont relativement rares chez les Thallophytes et que, parmi les plantes d'une organisation supérieure, elles manquent aussi dans de nombreuses espèces et même dans des familles entières. Telles sont, par exemple, les Palmiers, les Cypéracées, les Graminées, beaucoup de Crucifères et de Renonculacées, etc. On peut donc présumer qu'elles remplissent leurs fonctions dans des circonstances particulières, qui chez certaines plantes se présentent plus fréquemment et plus régulièrement que chez d'autres.

Ce rôle doit d'ailleurs être le même pour les différentes matières énumérées. C'est qu'il est permis d'inférer, en premier lieu, de ce qu'elles ne constituent pas des produits nettement séparés les uns des autres, mais sont au contraire unies entre elles par de nombreuses formes intermédiaires. Comme exemple je citerai les gommes-résines, qui par une longue série conduisent insensiblement des résines à la gomme et relient par conséquent l'un à l'autre deux termes, en apparence entièrement différents, de notre groupe.

Non moins nombreux sont les passages entre les solutions limpides de gomme et les liquides rendus troubles par les matières granuleuses qu'ils tiennent en suspension, liquides qui atteignent leur plus haut développement dans les vrais sucs laiteux. Un aperçu trés complet de tous ces produits a été donné par M. de Bary dans sa *Vergleichende Anatomie*, de sorte qu'il est inutile que nous nous en occupions davantage.

Un second fait qui plaide en faveur de l'affinité physiologique de nos matières, c'est que chez des plantes différentes elles se remplacent en quelque sorte les unes les autres et qu'il est extrêmement rare de trouver deux termes du groupe réunis chez une seule et même espèce. Mais comme ce point, très important pour notre étude, a également été traité en détail dans l'ouvrage de M. de Bary, il suffit que nous l'ayons brièvement indiqué ici.

En troisième lieu, une remarquable concordance est établie par le fait que toutes ces matières, dans la vie normale, ne sont jamais redissoutes et enlevées de leurs réservoirs, pour prendre de nouveau part aux processus nutritifs. De même, elles sont toutes complètement inactives, tant qu'elles demeurent incluses dans les réservoirs. Aussi longtemps que ces organes restent fermés, elles n'ont donc évidemment aucune signification pour la plante. Cette considération est surtout importante parce qu'elle exclut, au sujet des fonctions de ces matières, toute hypothèse dans laquelle leur rôle ne serait pas rattaché aux blessures.

A ce point de vue, il est remarquable aussi que toutes ces matières se trouvent sous une certaine pression, qui est la cause de leur écoulement des plaies. Cette pression paraît être engendrée de manières différentes dans des organes différents, circonstance dont il n'y a pas lieu de s'étonner dans un domaine où nous voyons partout, adaptées à un même but, des structures et des sécrétions si diverses.

Si ces considérations nous conduisent à admettre pour tous les membres du groupe un seul et même rôle et à borner nos présomptions aux phénomènes qui se produisent en cas de blessures, il convient d'examiner maintenant les modifications que ces combinaisons éprouvent après leur épanchement à la surface des plaies. Pour les matières résineuses, ces changements sont, en tant qu'on sache, les mêmes que chez les Conifères. Les produits gommeux se transforment par le dessèchement en masses solides, ou par l'absorption d'eau en masses mucilagineuses, mais sans montrer de changements sur lesquels il soit nécessaire de s'étendre en ce moment.

Nous pouvons donc passer de suite au suc laiteux, et, d'après ce qui a été dit de la distinction faite par M. Sachs entre les divers éléments de ce suc, nous n'avons à nous occuper ici que de ceux de ces éléments qui, une fois formés, ne rentrent plus dans le cycle nutritif et par conséquent ne subissent, dans les organes mêmes, aucun changement ultérieur.

Ce qui attire tout d'abord l'attention, c'est que les matières en question (résine, caoutchouc et cire) sont toutes des corps mous et glutineux, dont les particules adhèrent facilement les unes aux autres et peuvent se réunir en masses ou en membranes plus ou moins étendues. C'est effectivement ce qui a lieu dès que le suc laiteux apparaît à la surface des plaies, ainsi que nous le décrirons tout à l'heure. A l'exemple de M. Mohl, on peut facilement se convaincre des susdites propriétés par l'observation au microscope, entre deux lames de verre, de sucs laiteux à grosses granulations; en faisant doucement glisser les lames l'une sur l'autre, alternativement dans les deux sens, on voit que les granulations sont molles et glutineuses et qu'elles se laissent aisément réunir par la pression.

Mais, en quittant ses réservoirs, le suc laiteux montre encore d'autres changements, qui pour nous sont du plus haut intérêt. Ils sont tellement frappants, que les phytophysiologistes anciens en avaient déjà connaissance. Meyen en donne la description suivante: „Lorsqu'on rassemble de grandes quantités du suc laiteux des Euphorbes ou d'autres plantes, il se sépare bientôt en deux parties, dont l'une forme un liquide ayant la limpidité de l'eau, tandis que l'autre est plus consistante et renferme toutes les particules qui nageaient dans le suc laiteux" 1). M. de Bary dit, à ce même sujet 2): „Aussitôt qu'un suc laiteux arrive au contact de l'air, et plus rapidement encore sous l'influence de l'eau, il se produit, au sein même du liquide primitivement clair et homogène, indépendamment de l'agglutination des granules simplement suspendus, des coagulations, qui enveloppent ces granules et se séparent avec eux de la partie liquide."

Dans certains cas, le changement que les sucs laiteux résinifères éprouvent à l'air s'accompagne d'une absorption notable d'oxygène, qui doit probablement être attribuée à une transformation d'huile essentielle en résine, analogue à celle que nous avons

1) Meyen, Physiologie, t. II p. 406.
2) De Bary, Vergleichende Anatomie, p. 192.

vu s'opérer chez les Conifères. MM. Weiss et Wiesner ont décrit ce phénomène pour le suc laiteux de l'*Euphorbia Cyparissias* 1), M. Trécul l'a fait connaître pour la sécrétion des Aloës 2).

De toutes ces observations il résulte que les sucs laiteux, grâce à plusieurs propriétés chimiques des plus remarquables, sont en état, au moment où ils quittent leurs réservoirs, de former des membranes serrées et résistantes, qui peuvent arriver promptement à recouvrir toute la surface des plaies.

Les faits communiqués dans cette section de notre étude ne laissent, à mon avis, subsister aucun doute au sujet du rôle physiologique des matières dont il y est question. Tout indique qu'elles n'ont d'utilité pour les plantes que lorsque des blessures viennent ouvrir leurs canaux, circonstance dans laquelle elles ètendent rapidement un enduit salutaire sur les parties dénudées, qu'elles protègent ainsi contre l'action pernicieuse de l'atmosphère.

Sur l'occlusion des plaies par les sucs épanchés.

Voyons maintenant si, par l'épanchement de suc laiteux et de gomme, les plaies peuvent être fermées aussi complètement que cela est le cas pour la résine, d'après ce qui a été dit dans notre première section. Pour le suc laiteux, la question est proprement superflue, car quiconque s'occupe de physiologie végétale aura bien eu l'occasion de s'assurer, par ses propres yeux, de la réalité du fait. Lorsqu'il s'agit, par exemple, l'expérimenter sur des branches coupées, mises pour différentes fins dans l'eau ou dans le sable humide, tout le monde sait que les plantes lactifères ne conviennent nullement, parce que, chez elles, l'absorption d'eau par la surface de section se fait avec une extrême difficulté. Le suc laiteux, qui s'écoule de la plaie, l'isole si complètement du milieu ambiant, que le bois mis à nu ne vient pas en contact direct avec l'eau.

Mais, que la gomme aussi soit capable de former sur l'extrémité d'une branche coupée un enduit assez parfait pour s'opposer absolument, même dans des circonstances très favorables sous tout autre rapport, à la pénétration de l'eau extérieure, voilà ce qui était inconnu, il y a peu d'années encore. Ce sont les recherches de M. Moll qui ont mis ce point hors de doute. Ses expériences offrent pour la solution du problème que nous avons en vue un

1) Weiss und Wiesner, Bot. Zeitung, 1861, p. 42.
2) Trécul., Ann. sc. nat., 5e ser., t. XIV, p. 80.

intérêt tout spécial, parce qu'elles ont fourni une série de faits bien constatés et décisifs, précisément à l'égard de celle des substances en question dont on aurait le moins attendu un grand avantage pour l'occlusion des plaies. Pour cette raison, je crois devoir en donner un court résumé 1).

Sur la branche courte d'un tube en U furent fixés hermétiquement, au moyen d'un petit caoutchouc, des rameaux vigoureux et feuillés de différentes plantes. Le tube ayant alors été rempli d'eau, on versait du mercure dans l'autre branche. Pendant 1—2 jours on notait la hauteur du mercure dans le tube et on observait si des changements appréciables se produisaient aux feuilles. Avec la plupart des plantes, le niveau du mercure baissait notablement durant ce temps, et des quantités considérables d'eau étaient donc refoulées dans le rameau. Par suite, selon l'espèce de la plante et l'âge des feuilles, tantôt des gouttes de liquide apparaissaient aux sommets et aux bords des feuilles, tantôt on voyait le liquide passer des faisceaux vasculaires dans les espaces intercellulaires et produire ainsi le phénomène de l'injection.

Chez quelques plantes, toutefois, la surface de la plaie se recouvrait de suc laiteux épanché ou d'une épaisse couche d'une substance mucilagineuse. Dans l'un et l'autre cas, les résultats différaient de ceux qui viennent d'être mentionnés. Même sous une pression mercurielle assez forte, il n'y avait pas ou presque pas d'eau refoulée dans le rameau, ce qui prouve que l'enduit en question produisait une occlusion très parfaite.

Le tableau suivant contient les valeurs numériques communiquées par M. Moll pour quatre plantes sécrétant de la gomme;

ESPÈCES.	Pression, en centrimètres de mercure.		Eau refoulée, en c c.	Durée de l'expérience.
	A l'origine.	A la fin.		
I Espèces sécrétant de la gomme				
Urera platyphylla	23,5	22,5	0,4	2 jours.
Sparmannia tuberosa	22	22	0	id.
Tradescantia Warscewiczii .	21	21	0	id.
Abutilon malvæflorum . . .	21	20	0,5	28 heures.
II Espèce à suc laiteux.				
Ficus aspera	19	19	0	2 jours.

1) Moll, Versl. en Meded. d. Kon. Akad. v, Wet., Amsterdam, 2e Sér., t. XV, 1880, p. 259. Voir aussi: Bot. Zeitung, 1880, No. 4.

comme point de comparaison, j'y ajoute les résultats d'une expérience sur une plante à suc laiteux.

Il est à peine besoin de dire que dans ces expériences les feuilles ne montraient ni injection, ni excrétion de gouttelettes liquides, bien que, en pieds enracinés et placés sous des cloches de verre, le *Tradescantia Warscewiczii*, par exemple, se couvre ordinairement d'une exsudation abondante.

Le cas d'une occlusion aussi parfaite est toutefois exceptionnel; chez la grande majorité des plantes soumises à l'épreuve en question, M. Moll réussit à injecter de l'eau dans les branches.

Si maintenant on rapproche ces résultats, d'une part de ce qui a été dit, dans la section précédente, des phénomènes auxquels nos sucs donnent lieu lorsqu'ils s'écoulent des plaies, d'autre part de l'efficacité que nous avons reconnue à la résine des Conifères pour la préservation du bois dénudé, et enfin des nombreuses observations isolées telles que chacun a probablement eu l'occasion d'en faire à ce sujet, on ne pourra guère se refuser à admettre que tous ces sucs ne fournissent, aux tissus mis â découvert par des lésions, une protection contre les injures du monde extérieur.

Or il est facile de comprendre l'intérêt extrême d'une semblable protection. D'un côté, en effet, on sait combien sont innombrables, — surtout parmi les insectes, les mollusques et les vers, mais aussi, pour les grandes espèces végétales, parmi les rongeurs et autres groupes de taille plus ou moins forte, — les ennemis qui menacent incessamment les plantes, et comment ces animaux attaquent de préférence les organes dans lesquels sont accumulées le plus de matières nutritives et qui ont par conséquent le plus d'importance pour l'entretien de la vie de la plante. D'un autre côté, je rappellerai que partout flottent dans l'atmosphère des germes de corruption et de putréfaction, qui se déposent sur tous les tissus dénudés et de là étendent successivement leurs ravages. Même parmi les spores des vrais parasites, on pourrait sans peine citer des exemples d'espèces qui trouvent plus de facilité à se nicher sur des plaies découvertes qu'à pénétrer dans l'intérieur à travers les téguments intacts. En un mot, il n'y a aucun doute que des lésions ne se produisent très fréquemment dans le règne végétal et ne soient, à la longue, nuisibles au plus haut degré. Rien de surprenant, dès lors, si une foule de plantes possèdent les moyens de se mettre, autant que possible, à l'abri de ces inconvénients.

Avant de finir, qu'il me soit permis de présenter encore quelques remarques au sujet et la fonction que j'attribue à la résine, à la gomme, au suc laiteux et aux matières analogues pour l'occlusion des plaies, et notamment de dire quelques mots du rapport existant entre ce phénomène et l'occlusion des plaies par le liège de formation traumatique.

Quand on parle de la guérison des blessures, il faut distinguer, en général, deux choses essentiellement différentes. La guérison proprement dite résulte toujours de formations nouvelles, qui ont lieu au sein même des tissus dénudés. Mais, dans la pratique, on entend ordinairement, par le mot guérir, appliquer un traitement qui doit déterminer, ou du moins favoriser, la fermeture des plaies. Très communément, en effet, des influences extérieures, en occasionnant la pourriture de la surface blessée, troublent et retardent le processus curatif naturel; en pareil cas, l'art peut intervenir et empêcher ces actions perturbatrices.

Or, dans la pratique, le traitement des plaies est borné aux végétaux ligneux, les opérations de ce genre s'excluant d'elles-mêmes chez les plantes herbacées. Chez celles-ci, on se contente ordinairement de veiller à ce que les circonstances soient aussi peu favorables que possible à l'altération et à la pourriture des tissus, ce qui s'obtient principalement en évitant toute humidité surabondante. Quant aux plaies des végétaux ligneux, tout le monde sait qu'elles peuvent être mises à l'abri de la pourriture par des moyens préservatifs. Généralement on a recours soit au goudronnage, soit à l'application d'une couche de mastic à greffer. La première de ces opérations entraîne, il est vrai, la mort des cellules qui viennent en contact immédiat avec le goudron, mais, à très peu de distance, les éléments restent vivants et indemnes. Chez les pins, le goudronnage est entièrement superflu, ainsi que nous l'avons déjà mentionné.

L'application d'une couche de goudron ou de mastic sur les plaies des plantes ligneuses procure un double avantage. D'abord, le bois est défendu contre la pourriture. Mais, en second lieu, l'enduit favorise la formation de ces bourrelets caractéristiques qu'on rencontre partout, autour des plaies plus ou moins anciennes, chez les arbres et les arbrisseaux, et qui finissent, souvent après de longues années, par se rejoindre au-dessus de la plaie et par la recouvrir entièrement. Ce processus est toutefois si lent, qu'il ne peut prévenir l'altération du bois, et celle-ci, une fois commencée, s'étend de plus en plus, même après que la plaie s'est fermée. En

l'absence d'un enduit de mastic ou de goudron, ou, s'il s'agit de Conifères, en l'absence d'un épanchement de résine, l'occlusion des plaies, chez les arbres et les arbrisseaux, reste donc toujours plus ou moins imparfaite.

Si pour les plantes ligneuses il importe tant que les plaies soient mises promptement à couvert de la pourriture, on peut bien admettre qu'une pareille protection doit aussi avoir de l'utilité chez les végétaux herbacés. La circonstance que dans ces cas la pratique s'abstient de toute opération et abandonne à la nature seule le soin de guérir, ne s'oppose en rien à cette induction. Bien au contraire, elle tendrait à faire présumer qu'une protection artificielle est superflue chez ces plantes, en d'autres termes, que la nature elle-même y a pourvu, là où c'était nécessaire. Or, sachant que chez beaucoup d'espèces les plaies donnent issue à des sucs, qui à l'air se transforment en un revêtement continu, nous sommes bien forcés de voir dans ces sucs les agents préservateurs cherchés. Par cette voie aussi, nous arrivons donc à la même conclusion.

Revenons encore un instant au processus curatif naturel. Chez les organismes de structure simple, tels, par exemple, que les Thallophytes, les prothalles des Fougères, les Mousses, etc., il arrive simplement, après une lésion, que les cellules restées intactes continuent à vivre et que les cellules blessées meurent; rarement la perte est réparée par les cellules vivantes. Mais chez les plantes d'une organisation plus élevée, la guérison consiste en ce que, sur la surface blessée, il se forme un tissu particulier, différent du tissu normal; ordinairement, cette formation nouvelle procède des cellules les plus rapprochées de la plaie. Elle donne naissance ou bien à du liège traumatique, ou bien à du callus. L'un et l'autre résultent de segmentations par des cloisons parallèles à la surface. Dans le cas du liège traumatique, il se produit ainsi une couche, le plus souvent composée d'un petit nombre d'assises de cellules, d'un tissu dont les parois cellulaires s'imprègnent plus tard de matière subéreuse. D'ordinaire, ce nouveau tégument réjoint de tous les côtés le tégument normal et la plaie est alors complètement fermée. Dans le cas seulement où la blessure a atteint des faisceaux vasculaires ou libériens, la jonction n'est pas toujours parfaite, attendu que ces organes sont composés, en entier ou en majeure partie, d'éléments privés de vie et ne prenant aucune part à la formation du liège. Pour ceux-ci, le revêtement par la résine ou par quelque autre exsudation analogue reste souvent pendant longtemps l'unique protection.

Sous le nom de callus, on entend un tissu dont les cellules, généralement grandes, sont à parois minces, et qui se distingue du liège traumatique en ce qu'il s'accroît en dehors de la surface blessée. Dans ce tissu primitivement homogène, il s'opère ordinairement plus tard une différenciation, qui donne lieu, entre autres, à un revêtement de liège traumatique. La formation de callus est donc en quelque sorte une formation indirecte de liège, mais qui, sous un rapport important, l'emporte sur la production subéreuse directe; par le callus, en effet, sont recouverts les organes et les tissus (par ex. le bois et le liber) qui eux-mêmes ne prennent aucune part à la formation nouvelle, de sorte que le tégument subéreux, constitué postérieurement, peut aussi isoler ces parties-là du monde extérieur.

Toutefois, avec l'un et l'autre de ces processus, il se passe un certain temps, souvent assez long, avant que les tissus dénudés ne soient complètement recouverts d'un tégument nouveau. Durant cette période, les sucs laiteux, gommeux ou résineux d'une foule de plantes, en s'épanchant sur les surfaces blessées, les garantissent, à mon avis, de la pourriture et en favorisent ainsi la guérison rapide et complète.

(Archives des Sciences exactes et naturelles T. XVII, 1882, p. 59.)

UEBER DIE PERIODICITÄT IM SÄURE-GEHALTE DER FETTPFLANZEN.

I. *Historisches und Fragestellung.*

Schon den älteren Pflanzenphysiologen war es bekannt, dass in manchen Pflanzen mit fleischigen Blättern sich in jeder Nacht eine Säure bildet, welche bei Tage wieder zersetzt wird [1]). Morgens früh haben die Blätter einen stark sauren, gegen Mittag oder gegen Abend einen faden oder bitteren Geschmack.

Diese auffallende Thatsache hat im Laufe der Jahre zu verschiedenen Speculationen über die gegenseitige Beziehung zwischen der Zersetzung organischer Säuren und dem Licht in der grünen Pflanze Veranlassung gegeben, wurde aber bis jetzt einem eingehenden experimentellen Studium nicht unterworfen.

Liebig stellte bekanntlich die Meinung auf, dass das Verschwinden der Säure auf eine Reduction durch das Licht, unter Abspaltung von Sauerstoff und Production von assimilirten Bildungsstoffen beruhe [2]). In seinem berühmten Werke heisst es von den Blättern von *Cotyledon calycina*, von *Cacalia ficoides* und anderen: „sie sind des Morgens sauer wie Sauerampfer, gegen Mittag geschmacklos, am Abend bitter. In der Nacht findet also ein reiner Säurebildungs-, Oxydationsprocess statt, am Tage und gegen Abend stellt sich der Process der Sauerstoffausscheidung ein; die Säure geht in Substanzen über, welche Wasserstoff und Sauerstoff im Verhältnisse wie Wasser, oder noch weniger Sauerstoff enthalten, wie in allen geschmackvollen und bitteren Materien."

Seit dieser Zeit ist das Verschwinden jener Säuren, wie es scheint, immer als ein Reductionsprocess aufgefasst, der direct vom Licht abhängig, und auf die Fettpflanzen beschränkt war [3]). Detmer hat die herrschende Ansicht in seinen Untersuchungen

---

1) Mohl, Vegetabilische Zelle, S. 248.

2) Liebig, Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie. 8 Aufl. 1865. I. S. 30.

3) Die ältere und neuere Literatur ist in Pfeffer's Pflanzenphysiologie I. S. 199 zusammengestellt. Man vergleiche ferner meine Aufsätze in den *Opera IV*, S. 227, 240 und 247.

Ueber das Wesen der Stoffwechselprocesse im vegetabilischen Organismus 1) ausführlich erörtert. Er bezeichnet „den Vorgang der Sauerstoffabscheidung, der sich bei der nur unter dem Einflusse des Lichts möglichen Zersetzung von Pflanzensäuren geltend macht" als Insolationsathmung.

Dieser herrschenden Meinung gegenüber habe ich nun bereits im Jahre 1876 die Ansicht geltend zu machen gesucht, dass die Pflanzensäuren im Licht nicht reducirt, sondern oxydirt werden. Die bei dieser Oxydation gebildete Kohlensäure werde dann, wenigstens theilweise in den Chlorophyllkörnern in gewöhnlicher Weise unter dem Einfluss des Lichtes zersetzt, und dieses erkläre die von Saussure und Anderen in solchen Fällen beobachtete Ausscheidung von Sauerstoff. Diese Auffassung erklärt, wie mir scheint, die bis dahin bekannten, einschlägigen Erscheinungen in viel einfacherer und natürlicherer Weise, wie die herrschende Auffassung.

Obgleich die vorliegende Abhandlung ganz andere Zwecke verfolgt, habe ich doch nicht versäumt, nach experimentellen Beweisen für die erwähnte Ansicht zu suchen. Sie sind in einem der letzten Paragraphen zusammengestellt. Entscheidend ist die Thatsache, dass die Zersetzung der Säuren in den Fettpflanzen gar nicht vom Licht verursacht wird. Sie findet im Dunklen stets statt, wenn nur die Pflanze nicht kurze Zeit vorher beleuchtet war. Die Säureproduction dauert im Dunklen nur Eine Nacht; bleibt die Pflanze längere Zeit in künstlicher Finsterniss, so verliert sie fortwährend, und wie es scheint, unter allen Bedingungen, grössere oder geringere Mengen von Säure. Im schwachen Lichte wird die Zersetzung beschleunigt; ebenso wird sie in der Sonne durch die Erhöhung der Temperatur gefördert. Die Zersetzung der Säuren hat also nicht die geringste Aehnlichkeit mit der Kohlensäurezerlegung; sie bedarf des Lichtes nicht, und ist also jedenfalls kein Reductionsprocess, bei dem Sauerstoff ausgeschieden wird. Es bleibt demnach Nichts Anderes übrig, als sie als ein Oxydations-Process aufzufassen.

Während also bis jetzt stets das Verschwinden der Säure im Licht in den Vordergrund der Betrachtungen gestellt wurde, werde ich im Folgenden den Nachweis zu liefern suchen, dass das charac-

1) Pringsheim's Jhrb. Bd. XII, S. 248 und 242—244, und Detmer, Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. S. 176.

teristische der Fettpflanzen gar nicht hierin, sondern grade im Gegentheil in der nächtlichen Production von Säure zu suchen ist. Diese Production ist eine höchst eigenthümliche Erscheinung; die Zersetzung der Säure ist ein im Pflanzenreich weit verbreiteter Process, der hier nur, in Folge besonderer Umstände, rascher und ausgiebiger sich abspielt, als bei dünnblättrigen Gewächsen.

Diese eigenthümliche Säure-Bildung verdient aber aus mehreren Gründen ein eingehendes Studium. Noch immer findet Schleiden's [1]) Ansicht Anhänger, dass die Pflanzensäuren beim Stoffwechsel als Nebenproducte entständen, die fernerhin störend auf die Vegetation wirken würden, wenn sie nicht durch Basen neutralisirt oder durch Zersetzung entfernt werden können. Dieser Auffassung gegenüber gewinnt in den letzten Jahren eine andere Feld, nach der die Säuren im pflanzlichen Stoffwechsel eine ganz bestimmte Rolle zu erfüllen haben. Diese Rolle sucht man in ihrer Verbindung mit den Basen der Salze, welche von den Wurzeln aufgenommen werden, und deren Säuren das Material zur Eiweissbildung abgeben müssen [2]). Diese Basen müssen theilweise einfach in unschädlicher Form dem Stoffwechsel entzogen werden [3]), theilweise finden sie bei anderen physiologischen Processen Verwendung [4]).

Dieser Sachlage gegenüber hegte ich die Hoffnung, dass ein so auffallender, und dem experimentellen Studium so schön zugänglicher Process, wie die nächtliche Säure-bildung der Fettpflanzen, wenigstens darüber volle Aufklärung geben würde, ob die Entstehung der Säuren als eine nebensächliche Folge anderweitiger Vorgänge, oder als eine bestimmten Zwecken dienende, also auf besondere Adaptation beruhende Eigenschaft betrachtet werden müsse.

In dem experimentellen Theil meiner Arbeit werde ich die verschiedenen Factoren, auf deren Zusammenwirken die tägliche Säure-Periode der Fettpflanzen beruht, möglichste von einander trennen, um jede einzeln und für sich studiren zu können. Am Schlusse werde ich dann die erhaltenen Resultate zu einem Gesammtbilde dieser Periodicität zu verarbeiten suchen.

---

1) Schleiden, Grundzüge d. wiss. Botanik, Ed. I, S. 175.

2) Holzner, Flora 1864, S. 273.

3) Vergl. *Opera IV*, S. 264.

4) Ueber den Antheil der Pflanzensäuren an der Turgorkraft wachsender Organe, *Opera II*, S. 107.

II. *Beschreibung der Methode.*

Die in vorliegender Abhandlung zu beschreibenden Versuche sind alle nach derselben Methode ausgeführt. Stets galt es, die Veränderung der sauren Reaction eines Pflanzentheils während einer bestimmten Zeit, und unter bestimmten Bedingungen kennen zu lernen. Es wurde dabei derart verfahren, dass zwei einander möglichst gleiche Organe ausgewählt wurden, welche seit geraumer Zeit gleichen äusseren Einflüssen ausgesetzt gewesen waren. Von diesen wurde das Eine am Anfang, das andere am Ende des Versuches untersucht, und unter der Annahme, dass der Säure-gehalt in beiden anfangs gleich war, durfte die Differenz beider Bestimmungen als Maass für die in dem zweiten Organe während des Versuchs stattgehabten Veränderungen angesehen werden. Je grösser diese Differenz, um so sicherer und zuverlässiger war das Resulat, und ich habe deshalb stets danach gestrebt, möglichst grosse und unzweifelbare Unterschiede in den acidimetrischen Ergebnissen zu erhalten. Jeden Versuch habe ich stets gleichzeitig mit wenigstens drei Arten angestellt, und nur wenn diese sämmtlich eine gleichsinnige Antwort auf meine Frage gaben, das Resultat als entscheidend betrachtet. Jedoch ist es kaum jemals vorgekommen, dass sich echte Fettpflanzen unter gleichen äusseren Bedingungen, und bei gleicher Vorbereitung verschieden verhielten, und dieses erhöht die Zuverlässigkeit meiner Resultate ganz wesentlich.

Die Einzelheiten der Methode lassen sich in zwei Gruppen zusammenfassen. Die erste bezieht sich auf die acidimetrische Bestimmung selbst; die zweite auf die Wahl und die Vorbereitung des Materiales.

Fangen wir mit der acidimetrischen Messung an. Der „Säure-gehalt", die „saure Reaction" oder richtiger die „Acidität" eines Pflanzentheiles ist die Menge freier Säure, welche durch die gewöhnliche acidimetrische Messung nach der Methode des Titrirens ermittelt wird. Sie beruht zum Theil auf wirklich im freien Zustande vorhandene Säuren, zum Theil aber auf saure Salze, deren nicht durch eine Base gesättigter Theil in derselben Weise beim Titriren wirkt wie die freien Säuren. Die Säuren in den Blättern der Fettpflanzen[1]) sind zum Theil an anorganische Basen namentlich an Kali und Kalk, zum kleinen Theil, wie es scheint, auch an or-

1) Die Säure der Crassulaceen, und wohl auch der meisten anderen Fettpflanzen ist vorwiegend Aepfelsäure, der aber häufig etwas Citronensäure beigemischt zu sein scheint.

ganische Basen gebunden. Letztere bedingen wohl den beim Titriren so äusserst unangenehmen Mangel an Schärfe in der Endreaction. Hierauf kommen wir sogleich zurück.

Von der physiologischen Seite betrachtet, ist die saure Reaction stets eine Folge der relativen Grösse dreier verschiedener Factoren. Denn sie beruht nicht nur auf die Production von Säure in der Zelle, sondern hängt auch von deren nachheriger Neutralisation durch Basen und schliesslich von deren Zersetzung resp. Oxydation ab. Es leuchtet ein, dass die Acidität eines Pflanzentheils, genau betrachtet, nur die Differenz zwischen der Production und den beiden letzteren Vorgängen darstellt. Veränderungen in diesem „Säure-gehalt” dürfen also nicht ohne Weiteres Einem dieser Factoren zugeschrieben werden, sondern beruhen im Allgemeinen auf das Ueberwiegen des einen über die anderen. Die Versuche lassen stets die Deutung zu, dass fortwährend die drei genannten Processe neben einander stattfinden, und dass nur ihre relative Intensität wechselt. Meiner Ueberzeugung nach muss diese Auffassung allen Untersuchungen auf diesem Gebiet zu Grunde gelegt werden. Und vielleicht wird es später gelingen, nachzuweisen, dass thatsächlich in allen kräftig lebenden Pflanzenzellen jene drei Processe unaufhörlich neben einander verlaufen.

Um diese Verhältnisse möglichst zu vereinfachen, habe ich fast stets mit von der Pflanze abgetrennten Organen gearbeitet, denen höchstens die Aufnahme von destillirtem Wasser gestattet wurde. So war wenigstens die Aufnahme von Basen von ausserhalb des Pflanzentheiles ausgeschlossen, und durften erhebliche Veränderungen der Acidität als Folgen der gegenseitigen Wechselwirkung der zwei übrig bleibenden Factoren, Production und Zersetzung, betrachtet werden.

Ferner habe ich mich durch besondere Versuche mit sehr empfindlichen Arten (*Echeveria metallica* und *Rochea falcata*) überzeugt, dass während der nächtlichen Production von Säure der Gehalt an freier Säure zunimmt, während der an organische Basen gebundene Theil keine messbare Veränderung erleidet. Ich bestimmte dazu auf acidimetrischem Wege, mit Hülfe von Alcohol und Phenolphtalein, die so gebundene Säure und fand diese am Abend und am nächsten Morgen in derselben Menge vorhanden, während die freie Säure merklich vermehrt war. Diese Thatsache zeigt, wenn solches noch nöthig sein sollte, dass die Periodicität in der sauren Reaction nicht etwa auf ein periodisches Zu- und Abneh-

men des Gehaltes an organischen Basen, sondern wirklich auf eine Veränderung in dem Reichthum an organischer Säure beruht.

Wie bereits erwähnt, geschahen die Messungen nach der Methode des Titrirens 1), und zwar mit zehntelnormaler Kalilösung, welche auf eine zehntelnormale Lösung von Oxalsäure gestellt war. Als Indicator benutzte ich Curcumapapier, und um mich über die allmählige Annäherung an den Neutralisationspunkt vorläufig zu unterrichten, Lackmusspapier. Nach vielfachen Vorversuchen hatte ich mich überzeugt, dass fast nur mit Curcumapapier hinreichend scharfe Resultate erlangt werden; gelöste Indicatoren geben in diesen Pflanzensäften meist nur einen sehr langsamen Uebergang der einen Farbe in die andere. Curcuma bleibt mit sauren Lösungen unverändert (gelb) und wird mit alcalischen braun; bei einiger Uebung gelingt es bald den geringsten Grad von sichtbarer Braunfärbung mit Sicherheit zu beobachten. Diesen habe ich als Endreaction, als Beweis, dass der Neutralisationspunkt erreicht war, angenommen.

Betrachten wir diese Reaction etwas genauer. Bei der Titration chemisch reiner Lösungen bedingt der erste Tropfen Kalilösung, durch den der Neutralisationspunkt überschritten wird, dass ein kleines Tröpfchen der Flüssigkeit, auf das Curcumapapier gesetzt, einen scharfen schmalen dunkelbraunen Ring an seinem Umfange hervorruft. Denn während das Tröpfchen in die capillaren Räume des Curcumapapieres eingesogen wird, verbindet sich sein überschüssiges Alcali schon bei der ersten Berührung mit dem harzigen, unlöslichen Farbstoff. Ausserhalb des schmalen braunen Ringes entsteht ein breiter farbloser nasser Ring, der anweist, wie weit das von seinem Alcali beraubte Wasser noch vorgedrungen ist.

Ganz anders beim Titriren der meisten Pflanzensäfte. Nach dem Ueberschreiten des Neutralisationspunktes verursacht ein Tröpfchen des Saftes auf das farbige Papier einen breiten unscharf begrenzten Ring von äusserst blass brauner Farbe. Fügt man nun noch einige weitere Tröpfchen der Titrirflüssigkeit zu, so ruft ein neues Tröpfchen des Saftes einen ähnlichen, aber etwas dunkler braun gefärbten Ring hervor, der bei jedem Tropfen Titrirlösung dunkler und schärfer wird, aber immer sehr breit, und in Beziehung zu dem der chemisch reiner Lösungen unscharf begrenzt bleibt. Je nach der

---

1) Ich folgte das ausgezeichnete Lehrbuch der analytisch-chemischen Titrirmethode Mohr's, 5e Aufl. und benutzte die S. 97 abgebildeten Büretten.

specifischen Natur der Pflanze, dem Alter des Organes u. s. w. tritt nur diese Reaction rascher und schärfer, oder langsamer und unsicherer ein. Beim Titriren grösserer Saftmengen ist sie fast immer weniger scharf, wie bei geringeren Mengen, weil sich der einfallende Tropfen Titrirflüssigkeit im ersteren Fall über ein grösseres Quantum vertheilt. Dieser Umstand ist für unseren Zweck in so weit vortheilhaft, als beim Experimentiren mit grösseren Pflanzentheilen grössere absolute Veränderungen zu erwarten sind, und als demzufolge gewöhnlich grosse Unterschiede mit einer weniger scharfen, kleinere Unterschiede aber mit schärferer Endreaction zusammengehen. Im ersteren Falle schadet die weniger scharfe Reaction nicht, im letzteren würde sie sehr leicht hinderlich sein. Glücklicher Weise fielen die Differenzen in meinen Versuchen fast immer weit ausserhalb der Grenzen dieser Fehlerquelle.

Die Entstehung des breiten braunen Ringes beruht auf die Anwesenheit schwacher organischer Basen, welche in annähernd neutraler Lösung mit den Säuren nur unvollständig gebunden sind. Diese werden vom Kali theilweise in Freiheit gesetzt, während es sich mit der Säure bindet. Ist der Neutralisationspunkt also auch bereits um mehrere Tropfen überschritten, so findet sich noch immer kein freies Kali in dem Safte, und es kann somit der schmale dunkelbraune Ring, den reine Lösungen geben, hier nicht erwartet werden. Eine weitere Ueberlegung, die wir hier aber nur andeuten wollen, ergiebt, dass die Breite des Ringes dadurch bedingt wird, dass die organischen Basen, in dem Maasse wie sie sich mit dem Farbstoff binden und also der capillar aufgesogenen Lösung entzogen werden, durch Dissociation aus ihrer Verbindung mit der Säure freigemacht werden. So lange das Wasser mit neuem Farbstoff in Berührung kommt, dauert dieser Process mit abnehmender Intensität, und es muss somit ein breiter Ring ohne jede scharfe äussere Grenze gebildet werden. Beim Austrocknen verschwindet dieser Ring; wohl deshalb weil sich bei zunehmender Concentration der Lösung die Säure wieder mit den Basen verbindet.

Die V o r b e r e i t u n g der Versuchsblätter für die acidimetrische Messung war eine sehr einfache. Eine Hauptbedingung war, dass die Pflanzentheile genau in dem Augenblicke, für welchen ihre Acidität bestimmt werden sollte, getödtet wurden, damit nicht zwischen jenem Moment und der Titration noch eine Production oder ein Verlust an Säure stattfinden könne. Zwar habe ich stets die Titration so bald wie irgend möglich vorgenommen; doch wenn

viele Versuche gleichzeitig stattfanden, konnten oft mehrere Stunden zwischen dem Ende eines Versuches und der acidimetrischen Ausmessung vergehen. Und wenn die Versuche erst Abends spät oder in der Nacht abgebrochen wurden, musste ich mit dem Titriren schon aus dem Grunde bis zum nächsten Tage warten, dass die Curcuma-reaction bei Lampenlicht nicht scharf sichtbar war. Bewahrt man die Pflanzentheile lebendig auf, so ändert sich ihre Acidität während eines solchen Zeitraumes selbstverständlich, und dieses ist also ein für allemal unzulässig. Nach dem Tode änderte sich aber, wenigstens in etwa 12 Stunden, der Gehalt an Säure nicht merklich, wie Vorversuche lehrten. Ein längeres Aufbewahren ist nicht gestattet, denn wenn Fäulniss eintritt, verschwindet die Säure.

Ich habe die Pflanzentheile stets durch Erwärmung auf etwa 90—100° C. getödtet. Ich brachte sie dazu in weiten Reagenzröhren, und stellte diese in einem Wasserbade mit kochendem Wasser, wo sie in einer Viertelstunde jene Temperatur in ihrem ganzen Inhalte annahmen. Das Tödten hat ferner den wesentlichen Vortheil, dass der Widerstand aller Protoplaste gegen den Durchtritt der Säuren beseitigt wird, dass letztere also nachher sehr leicht in die umgebende Flüssigkeit übergehen.

Zur Messung habe ich die Säure nicht extrahirt oder vom ungelösten Theile getrennt. Ich habe die fleischigen Blätter einfach in einem, innerlich glasirten Porcellan-Mörser zu Brei gerieben und dazu das Waschwasser, mit welchem ich das oben erwähnte Reagenzrohr ausspülte, gefügt. Ich titrirte sodann den dünnen Brei im Mörser, und darauf, dass ich ihn stets bis zur Erreichung des Neutralisationspunktes und also bis zum Schluss der ganzen Operation aufs Innigste mit der zugesetzten Titrirflüssigkeit mischte. Der Brei war stets kurz, nie faserig, die Mischung gelang also sehr gut. Häufig liess ich ihn nach Beendigung der Operation einige Stunden stehen, um zu sehen, ob er noch sauer werden würde. Wären nicht alle Zellen gleich anfangs völlig extrahirt resp. neutralisirt, so müsste dieses der Fall sein; trat es nicht ein, so durfte die Methode als eine hinreichend genaue betrachtet werden. Es waren nun höchstens noch 1—2 Tropfen Titrirflüssigkeit erforderlich um die Neutralität wieder herzustellen, ein Fehler, der unsere Resultate nicht im Mindesten beeinflüssen kann, und der dazu in den mit einander zu vergleichenden Messungen stets derselbe war, und schon aus diesem Grunde vernachlässigt werden konnte.

Hätte ich den Saft extrahirt, und alles Lösliche vom Unlöslichen getrennt, so würde ich die Säure stark verdünnt haben, und es wäre dann die Endreaction viel zu unbestimmt geworden, um noch irgend welche bequeme und sichere Messung zu gestatten.

Ueber die Wahl des Materiales habe ich im Anfange dieses Abschnittes schon Einiges mitgetheilt. Es kam immer darauf an zwei vergleichbare Organe zu haben, deren eins zur Bestimmung der Säure vor, das andere zur Titration nach den Versuche diente. Je nach den Arten boten sich hier verschiedene Regeln. Die grossen Blätter vom *Echeveria metallica* theilte ich der Länge nach in zwei möglichst gleiche Hälften, deren eins vor, das andere nach dem Versuch getödtet wurde. *Rochea* und *Crassula* haben opponirte Blätter; es wurden stets zu einem Versuch die beiden Blätter desselben Paares genommen. *Sempervivum* und andere haben spiralig gestellte Blätter; ich wählte hier zu einem Versuch vier auf einander folgende Blätter, deren unterstes und höchstes zusammen vor dem Versuch getödtet wurden, und somit als Controlle dienten für die beiden mittleren, welche zusammen dem Versuch unterworfen wurden. Bei kleineren Blättern wurden durch ähnliche Combinationen vergleichbare Gruppen hergestellt.

Vor dem Versuche müssen die zu vergleichenden Blätter geraume Zeit gleichen Einflüssen ausgesetzt, namentlich gleich stark beleuchtet gewesen sein. Gewöhnlich liess ich die in Töpfen gezogenen Pflanzen zu diesem Zwecke Wochen lang in dem Gewächshaus des Laboratoriums unter meiner täglichen Aufsicht wachsen.

Als Einheit für die Berechnung des Säure-gehaltes galt das Gewicht der ganzen organe; ich habe die empirisch gefundenen Zahlen stets auf 10 Gramm Blatt umgerechnet, um sie mit einander vergleichbar zu machen. Damit aber das Gewicht der zu vergleichenden Blätter an sich keine Fehlerquelle einführe, habe ich diese stets gleichzeitig, und sofort nach dem Abtrennen von der Pflanze sämmtlich gewogen, sowohl die zur Controlle, als die zum Versuch bestimmten. Während des Versuches mochte sich nun das Gewicht, z. B. durch Verdunstung verändern; hierauf wurde nicht geachtet. In den Tabellen sind also die eingetragenen Gewichte stets Anfangsgewichte.

Die Blätter wurden wo immer möglich nicht abgeschnitten, sondern in ihrem Gelenk glatt abgebrochen, damit die Wunde mög-

lichst klein und unschädlich sei. Bei den meisten Crassulaceen gelingt dies sehr leicht.

Die Exposition der Pflanzentheile war in allen Versuchen, wo nicht das Gegentheil bemerkt wird, eine solche, dass sie von nahezu dem ganzen sichtbaren Theile des Himmels Licht erhalten konnten. Sie lagen auf Tischen, welche auf einem gegen Süden und Westen völlig freien Ausbau im ersten Stock meines Laboratoriums aufgestellt waren, und welche nach Norden und Osten in einer Entfernung von wenigstens 2½ Meter durch das nur 3 Meter höhere Gebäude geschützt waren. Wo also von diffusem Himmelslichte die Rede ist, wird ein sehr starkes Licht gemeint; schien die Sonne, so waren die Objecte ihren Strahlen von Morgens früh bis Abends etwa 5 Uhr ununterbrochen ausgesetzt.

Die Tabellen enthalten, wie aus der Beschreibung der Versuche erhellt, zunächst das Anfangsgewicht der beiden zu vergleichenden Blätter, Blatthälften oder Blättergruppen, dann die an der Bürette abgelesenen Anzahlen CC zehntelnormaler Kalilösung, welche zur Neutralisation erforderlich waren, und endlich diese selben Zahlen auf 10 Gramm Blattsubstanz berechnet. Die Differenz je zweier solchen Zahlen ist das Resultat des Versuches. Unter der, behufs Berechnung wohl erlaubten Annahme, dass die gemessene Säure Aepfelsäure ($C_4 H_6 O_5$, Aequivalentzahl 67) ist, lässt sich aus diesen Zahlen der procentische Gehalt der Blätter an Grammen Säure leicht berechnen; ich habe diese Berechnung nur deshalb nicht ausgeführt, weil sie die Tabellen ohne jeden Nutzen für die Beweisführung vergrössen würde. Auch gibt sie kaum ein richtigeres Bild der erhaltenen Resultate, wie die directen empirischen Zahlen.

Zur Contrôle dieser Methode habe ich unter mehreren, folgenden Versuch angestellt. Eine Topfpflanze von *Rochea falcata* wurde im August Abends nach einem hellen Tage in einen Dunkelschrank gestellt. An nächsten Morgen wurden fünf Blattpaare ausgewählt, die zehn Blätter einzeln getödtet und titrirt, wie oben beschrieben. In Folge der nächtlichen Production hatte der Gehalt an Säure im Momente der Tödtung in allen Blättern sein Maximum erreicht; etwaige Differenzen würden also gleichfalls möglichst gross sein. Es galt nun zu erfahren, in wie fern die beiden Blätter desselben Paares denselben Gehalt an Säure hatten; hierüber gibt die folgende Tabelle Aufschluss.

	Länge der Blätter in Cm.	Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO	Acidität pro 10 Gr.	Diff.
I. Jüngstes Blattpaar	4	1.90	1.2	6.3	
	4	2.12	1 3	6.1	0.1
II. Nächstälteres wachsendes P. .	8	7.38	6.0	8.1	
	8	8.08	7.2	8.9	0.8
III. Folgendes ausgewachsenes P.	9	9.83	8.5	8.6	
	9	9.77	8.4	8.6	0.0
IV. Fünftes, ausgewachsenes P. .	9	11.10	7.3	6.6	
	9	10.24	7.0	6.8	0.2
V. Aeltestes oder siebentes Blattpaar	7	6.17	3.2	5.2	
	7	6.62	2.7	4.1	1.1

Die Uebereinstimmung ist in den beiden kräftigen ausgewachsenen Blattpaaren eine sehr befriedigende; ebenso in einem der wachsenden Paare. Im anderen wachsenden Paare und in den bereits älternden Blättern ist sie wesentlich geringer, doch derart, dass die entscheidenden Resultate unserer Versuche wohl stets bedeutend grösser sind. Ich habe aber, wenn nichts weiteres bemerkt ist, stets mit kräftigen, jungen aber völlig ausgewachsenen Blättern experimentirt.

Der Versuch lehrt zugleich, dass der maximale Säuregehalt in wachsenden Blättern mit zunehmendem Alter grösser wird, um später und zumal im höheren Alter wieder abzunehmen. Dieselbe Thatsache habe ich auch mit anderen Arten beobachtet, sie mag zur Erklärung des Umstandes beitragen, dass häufig in unseren Tabellen der maximale Säure-gehalt, resp. die Acidität an einer selben Tagesstunde bei den verschiedenen Blättern einer Art eine sehr verschiedene ist.

III. *Abnahme der sauren Reaction in constanter Finsterniss.*

Selbstverständlich kann man die tägliche Periodicität der Fettpflanzen nur dann richtig beurtheilen, wenn man weiss, wie sie sich in constanter Finsterniss verhalten. Folgende Versuche geben hierüber Aufschluss.

Abnahme der sauren Reaction in kurzen Perioden. Zu diesem Versuche diente eine Topfpflanze von *Rochea falcata*, welche bis zum 13 Aug. 1881 günstigen Wachsthumsbedingungen in sonniger Lage ausgesetzt gewesen war. An jenem

Tage wurde sie des Nachmittags um 4 Uhr in einen Dunkelschrank gebracht, und blieb hier bis zum Ende des Versuches. Das Verhalten der Säure wurde in halbtägigen Perioden verfolgt; für jede Periode diente ein besonderes Blattpaar; die einzelnen Paare brauchten somit nicht mit einander verglichen zu werden. Von jedem Blattpaare wurde Ein Blatt am Anfang, und das andere am Ende der betreffenden Periode von der Pflanze abgeschnitten, und titrirt. Ich fing mit dem höchsten erwachsenen Paare an, und nahm später die Blätter in absteigender Folge weg. Von jedem Paare wurde Ein Blatt Abends, und das andere am nächsten Morgen, oder Ein Blatt Morgens, und das andere am Abend desselben Tages getödtet und analysirt. Die Temperatur war während des ganzen Versuches etwa 17° C.

N°. des Blattpaares.	Getödtet am:	Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Diff.
Oberstes P. .	13 Aug. 4 Uhr Ab.	9.36	2.2	2.4	
	14 „ 8 „ M.	9.79	8.8	9.0	+ 6.6
II. Blattpaar.	14 „ 8 „ M.	10.15	8.8	8.7	
	14 „ 4 „ A.	10.27	7.6	7.4	— 1.3
III. „	14 „ 4 „ A.	11.50	8.5	7.4	
	15 „ 8 „ M.	10.71	6.8	6.3	— 1.1
IV. „	15 „ 8 „ M.	8.71	4.1	4.7	
	15 „ 7 „ A.	9.38	4.1	4.4	— 0.3
V. „	15 „ 7 „ A.	8.47	3.9	4.6	
	16 „ 9 „ M.	8.46	3.4	4.0	— 0.6

Die Tabelle zeigt, dass nur in der ersten Nacht eine überwiegende Production von Säure stattgefunden hat, seitdem hat der Gehalt stetig, wenn auch langsam abgenommen. In V Abschnitt werden wir sehen, dass die Production von Säure stets auf die erste Nacht beschränkt ist.

A b n a h m e d e r s a u r e n R e a c t i o n i n l ä n g e r e n P e r i o d e n. Nachdem also durch den beschriebenen Versuch die Möglichkeit einer täglichen Periodicität in constanten Finsterniss ausgeschlossen ist, wollen wir jetzt die Beobachtung mit grösseren Perioden über einen längeren Zeitraum ausdehnen. Als Versuchsmaterial diente ein nicht blühendes Pracht-Exemplar von *Echeveria metallica* mit 14 grossen erwachsenen Blättern; es wurde am 2 August 1881 um 2 Uhr in einen Dunkelschrank gebracht, wo es bis zum Ende des Versuches blieb.

Die Perioden dauerten anfangs zwei Tage, später länger. Von jedem Blatt wurde am Anfange der betreffenden Periode Eine Längshälfte abgeschnitten und analysirt, während die andere Hälfte bis zum Ende der Periode an der Pflanze verblieb. Nur die kräftigsten, ausgewachsenen Blätter dienten zu dem Versuche.

	Getödtet am:	Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Diff.
I. Blattpaar.	1 Aug. 9 Uhr Morg.	18.15	16.2	8.9	
	6 „ 3 „ Mitt.	18.01	10.7	5.9	— 4.0
II. „	6 „ 3 „ „	19.16	12.3	6.4	
	8 „ 2 „ „	15.50	9.0	5.8	— 0.6
III. „	8 „ 2 „ „	10.61	5.7	5.3	
	13 „ 3 „ „	9.84	4.4	4.5	— 0.8
IV. „	13 „ 3 „ „	25.23	13.5	5.4	
	20 „ 3 „ „	22.38	8.7	3.4	— 2.0

Also bei einer Versuchsdauer vom 2 bis zum 20 Aug. stets merkliche Abnahme der Acidität. Genau denselben Versuch habe ich gleichzeitig mit vier älteren Blättern derselben Pflanze durchgeführt, und auch hier ein stetiges Abnehmen constatiren können.

Die beiden vorigen Versuche sind mit an der Pflanze befindlichen Blättern resp. Blatthälften angestellt; es war also der Einwand nicht beseitigt, dass die Vermindering der Acidität auf Neutralisation durch aus dem Boden aufgenommene Basen beruhen könne. Genau dasselbe Resultat erhält man aber auch wenn man mit Blättern arbeitet, welche von der Pflanze getrennt waren. Folgender Versuch wurde mit Blättern von *Echeveria metallica* ausgeführt, welche am 2 August 1881 abgebrochen und ins Dunkle gebracht waren. Die Einzelheiten waren dieselben wie im vorigen Versuch.

	Getödtet am:	Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Diff.
I. Blattpaar.	2 Aug. 3 Uhr. Mitt.	14.29	6.7	4.7	
	4 „ 9 „ Morg.	13.97	4.1	2.9	— 1.8
II. „	4 „ 9 „ „	13.47	10.6	7.9	
	6 „ 3 „ Mitt.	12.57	7.7	6.1	— 1.8
III. „	8 „ 2 „ „	16.65	10.2	6.1	
	13 „ 3 „ „	14.28	6.0	4.2	— 1.9

In allen drei mitgetheilten Tabellen sieht man, dass die Verminderung der Acidität, auf gleiche Zeiten, z. B. auf je 24 Stunden berechnet, anfangs merklich rascher ist, als am Ende, obgleich der Umstand, dass die einzelnen Blätter resp. Blattpaare unter sich nicht gleich waren, eine regelmässige Abnahme der Zersetzungsgeschwindigkeit nicht gestattete. Im Allgemeinen wird man wohl annehmen dürfen, dass pro 24 Stunden der Verlust an Säure um so grösser ist, je grösser der anfängliche Gehalt war. Wenigstens deuten hierauf mehrere Versuche hin.

Abnahme der Acidität bei anderen Arten während sechs Tage im Dunklen. Bei Fettpflanzen mit geringerem Säuregehalt wird man gleich anfangs grössere Perioden nehmen müssen, um überhaupt eine Abnahme mit Sicherheit constatiren zu können. Ich habe eine Periode von sechs Tagen gewählt. Diese fing selbstverständlich nach Ablauf der ersten Nacht, also nach der Periode der Säure-Production an; die abgebrochenen Pflanzentheile blieben während der ganzen Versuchsdauer im Dunkelschrank bei 18—20° C. In der folgenden Tabelle bezeichne ich mit vor die am Anfang des Versuchs, also nach der ersten Nacht titrirten, mit nach die während sechs weiterer Tage aufbewahrten Organe.

		Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Diff.
Echeveria metallica, sehr junge Blätter	vor	6.43	4.7	7.3	
	nach	7.12	2.8	3.9	— 3.4
Rochea falcata, junges Blattpaar, 5.5 Cm. lang . . .	vor	4.27	2.2	5.2	
	nach	4.78	1.2	2.5	— 2.7
Bryophyllum calycinum, zwei erwachsene Blattpaare . .	vor	3.08	0.7	2.3	
	nach	3.50	0.5	1.4	— 0.9
Crassula arborescens, zwei erwachsene Blattpaare . . .	vor	2.89	1.1	3.8	
	nach	3.03	0.8	2.6	— 1.2
Opuntia coccinellifera, Längshälften einer Stammscheibe.	vor	8.42	3.1	3.7	
	nach	9.99	3.1	3.1	— 0.6

Also stets eine unzweifelbare Abnahme der Acidität. Bei *Stapelia deflexa* und *Phyllocactus Phyllanthus*, deren Stengelglieder

ich demselben Versuch unterwarf, war die Endreaction zu unscharf um bestimmte Zahlen angeben zu können, doch war eine Abnahme der Acidität auch hier unzweifelbar.

In der Tabelle gehören die vier ersten Arten zu den Crassulaceen; die *Opuntia* verhält sich aber genau wie diese.

Abnahme der Acidität bei Nicht-Fettpflanzen in constanter Finsterniss. Die beschriebene Erscheinung ist keineswegs auf die Fettpflanzen beschränkt, sondern, wie es scheint, allen Pflanzen gemeinsam. Nur sind bei Weitem die meisten Pflanzen so schwach sauer, dass eine eventuelle Abnahme ihres Säuregehaltes sich mit den jetzigen Mitteln kaum mit Sicherheit constatiren lässt. Ich wähle deshalb als Beispiele die Gattungen *Rheum* und *Begonia*, deren Saft äusserst sauer zu sein pflegt, und welche offenbar nicht zu den Fettpflanzen gerechnet werden können. Ihre organische Säure ist vorwiegend Oxalsäure. Der Versuch wurde mit ausgewachsenen von der Pflanze und der Blattspreite getrennten Blattstielen ausgeführt. Ein möglichst gleichartiges, etwa 20 Cm. langes Stück eines Blattstieles wurde ausgesucht, durch drei Marken in vier nahezu gleiche Theile getrennt, und nun das obere und untere Stück abgeschnitten und zusammen gewogen, getödtet und analysirt (A); die beiden mittleren Stücke (B) dienten zu dem Versuch. Die erstgenannten Theile wurden am 23 August 1881 morgens früh getödtet, die übrigen blieben bis zum 27 August im Dunkelschrank.

Blattstiele von		Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Diff.
Begonia Verschaffeltii . . .	A	10.45	19.1	18.3	
	B	10.01	16.5	16.5	— 1.8
Begonia ricinifolia	A	6.61	14.5	21.9	
	B	6.48	12.3	19.0	— 2.9
Rheum officinale	A	15.65	25.5	16.3	
	B	15.05	21.6	14.4	— 1.9

Mit den Blattstielen von *Rheum officinale* und *Rheum Emodi* habe ich ferner in der Art experimentirt, dass die Stiele in 3, 5 oder 6 Stücke zerschnitten wurden. Diese wurden von unten nach oben numerirt; alle sofort gewogen, die unebenen oder die ebenen Nummern sofort analysirt, die übrigen in einem dunklen Zinkkasten

in feuchter Luft fünf resp. acht Tage aufbewahrt und darauf titrirt. Sie standen hier mit dem unteren Ende in feuchtem Sand, aber wuchsen dennoch nicht, was daraus hervorging, dass sie, als sie am Schluss des Aufenthaltes wieder gewogen wurden, nicht merklich an Gewicht gewonnen hatten.

N⁰. der Stücke.	Getödtet:	Länge in Cm.	Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Verluste.
Rheum officinale, älterer Stiel.						
N⁰. 6	sofort	8.0	27.42	61.0	22.2	
„ 5	nach 8 Tagen	7.0	26.66	48 0	18.0	4.2—3.0
„ 4	sofort	6.0	26.13	55.0	21.0	
„ 3	nach 8 Tagen	6.0	29.75	51.0	17.1	3.9—3.2
„ 2	sofort	5.5	30.48	62.0	20.3	
Unterstes Stuk, „ 1	nach 8 Tagen	5.0	35.51	59.0	16.6	3.7
Rheum officinale, junger nicht ausgewachsener Stiel.						
N⁰. 5	sofort	8.0	15.08	23.4	15.5	
„ 4	nach 5 Tagen	8.0	17.28	25.2	14.6	0.9—1.1
„ 3	sofort	7.5	17.72	27.8	15.7	
„ 2	nach 5 Tagen	7.0	20.11	30.1	15.0	0.7—0.3
„ 1	sofort	7.0	22.61	34.5	15.3	
Rheum Emodi vier junge Blattstiele.						
N⁰. 3	sofort	5—9	7.51	14.8	19.7	
„ 2	nach 5 Tagen	5—8	9.75	14.2	14.6	5.1—3.2
„ 1	sofort	5—8	11.47	20.4	17.8	

Fassen wir nun einerseits alle am Anfang, anderseits alle am Schlusse des Versuches gewonnenen Zahlen zusammen, und berechnen wir daraus das Mittel, so finden wir:

	Vor Anfang.	Am Schluss.	Verlust.
Rheum officinale, alt	21.2	17.2	4.0
Rheum officinale, jung	15.5	14.8	0.7
Rheum Emodi, jung	17.6	14.6	3.0

Also stets ein sehr fühlbarer Verlust an Säure.

Es verdient hervorgehoben zu werden, dass in den Blattstielen von *Rheum* während des Wachsthums stets erhebliche Quantitäten Oxalsäure gebildet werden; wird das Wachsthum durch das Ab-

schneiden sistirt, und der Theil nun ins Dunkle gestellt, so verliert er Säure. Es weist dieses darauf hin, dass auch im wachsendem Stiel Production und Zersetzung von Säure neben einander verlaufen mögen, und dass nur deren relative Intensität durch den Versuch geändert wird.

Bei wochenlangem Aufenthalt im Dunklen verschwindet die Säure, so fern meine Erfahrungen reichen, nie vollständig; stets reagirt der frische Querschnitt auf Lackmuspapier noch merklich sauer. Blätter von *Echeveria metallica* bewahrte ich vom 2 August bis zum 20 October im Dunkelschrank, und fand sie dann noch sauer, ebenso Blätter von *Rochea falcata*, *Crassula lactea*, *Agave americana* u. A., welche ich fünf Wochen lang im Dunklen hatte liegen lassen.

Im Dunklen entstandene, völlig etiolirte Sprosse der Crassulaceen sind stark sauer, und dasselbe gilt bekanntlich für etiolirte Pflanzentheile im Allgemeinen 1). Es beweist dieses, dass auch die Production von Säure ohne jegliche Mithülfe des Lichtes stattfinden kann, und es wird somit im höchsten Grade wahrscheinlich, dass im Dunklen Production und Zersetzung von Säure stets neben einander hergehen, aber so, dass im Algemeinen während des Wachsthums die erstere, im ausgewachsenen Zustand oder nach künstlicher Sistirung des Wachsthums die letztere vorwiegt.

In dieser Beziehung weichen die Fettpflanzen also, soweit sich die Sache jetzt beurtheilen lässt, nicht wesentlich von den übrigen Gewächsen ab.

IV. *Die nächtliche Production von Säure.*

Die Eigenschaft, in jeder Nacht erhebliche Quantitäten von Säure zu bilden, welche dann am folgenden Tage wieder verschwinden, scheint unter den Fettpflanzen weit verbreitet zu sein, dagegen aber den übrigen Gewächsen stets zu fehlen. Am schönsten bei den Crassulaceen entwickelt, geht sie anderen Fettpflanzen, wie z. B. den Cactaceen keineswegs ab. In der folgenden Tabelle habe ich einige Beispiele zusammengestellt; die ferneren Versuche dieses Abschnittes werden noch weitere Belege liefern. Die Pflanzentheile waren Tags vorher gut beleuchtet, am Abend gleichzeitig gewogen und je eins sofort getödtet und das andere

1) Cf. Wiesner, Sitzungsber. d. k. Akademie d. Wiss. Wien, I Abth. April 1874.

bis zum nächsten Morgen in einen Dunkelschrank bei etwa 17° C. gebracht.

	Vor oder nach Ablauf der Nacht.	Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Zunahme.
I. Crassulaceen.					
Echeveria metallica. 2 Hälften eines ausgewachsenen Blattes . . .	vor	28.73	1.5	0.5	
	nach	29.73	26.0	8.7	8.2
Echeveria metallica. Hälften von 2 nur halbwegs ausgewachsenen Blättern	vor	7.27	0.8	1.1	
	nach	6.58	6.3	9.6	8.5
Rochea falcata. Vergl. Versuch S. 406	vor	9.36	2.2	2.4	
	nach	9.79	8.8	9.0	6.6
Rochea falcata. Zwei sehr junge Blattpaare	vor	4.11	0.9	2.2	
	nach	3.90	2.0	5.1	2.9
Echeveria glauca. Längshälften von drei ausgewachsenen Blättern .	vor	10.37	1.6	1.5	
	nach	7.53	3.1	4.1	2.6
Sempervivum chlorochrysum. Je zwei möglichst gleiche Blätter	vor	10.52	3.0	2.9	
	nach	8.74	7.8	8.9	6.0
Sempervivum glutinosum. Je zwei möglichst gleiche Blätter . .	vor	14.00	4.0	2.9	
	nach	8.85	5.0	5.6	2.7
Bryophyllum calycinum. Zwei Blattpaare.	vor	3.45	0.4	1.2	
	nach	3.64	1.3	3.6	2.4
Sedum Telephium. In jeder Gruppe 19 Blätter	vor	4.03	0.5	1.2	
	nach	3.52	0.9	2.6	1.4
II. Andere Fettpflanzen.					
Opuntia monacantha. Längshälften zweier Scheiben	vor	4.33	0.6	1.4	
	nach	3.69	1.7	4.6	3.2
Phyllocactus Phyllanthus. Längshälften flacher Sprosse . . .	vor	10.61	1.5	1.4	
	nach	10.49	3.4	3.2	1.8
Stapelia deflexa. Längshälften von Stengeln.	vor	18.31	1.6	0.9	
	nach	17.73	3.9	2.2	1.3
Hoya carnosa. Längshalften von 5 Blättern	vor	5.63	1.0	1.8	
	nach	5.56	2.7	4.9	3.1

In den Blättern von *Aloë spinulosa, Agave americana, Euphorbia splendens,* den jungen Stengeltheilen von *Rhipsalis paradoxa,* und den ausgewachsenen Stengeln zweier *Crassulaceen*: *Echeveria metallica* und *Sempervivum chlorochrysum* beobachtete ich gleichfalls eine Zunahme des Säuregehaltes während der Nacht; jedoch war sie in diesen Fällen so gering, dass ich die Versuche nicht als hinreichend zuverlässig betrachte um sie zahlenmässig anzuführen.

Dass die nächtliche Säure-Production keineswegs eine allen Pflanzen gemeinsame Eigenschaft ist, geht aus folgenden Versuchen hervor, zu denen ich Pflanzen mit stark saurem Safte gewählt habe, da hier noch am ersten eine nachweisbare Periodicität erwartet werden konnte. Die Versuche sind in derselben Weise eingerichtet wie die oben beschriebenen. Von den Blattstielen von *Begonia* und *Rheum* wurden etwa 20 Cm. lange Stücke ausgewählt, und deren oberes und unteres Viertel zusammen vor, die beiden mittleren zusammen nach der Nacht untersucht.

	Vor oder nach Ablauf der Nacht.	Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Differenz.
Begonia Verschaffeltii, Blattstiel .	vor	9.54	18.3	19.2	
	nach	9.39	18.5	19.7	+ 0.5
Begonia ricinifolia, Blattstiel . .	vor	6.91	14.5	21.0	
	nach	6.67	13.3	19.9	— 1.1
Rheum officinale, Blattstiel . .	vor	18.89	28.0	14.8	
	nach	17.65	27.0	15.3	+ 0.5
Oxalis Deppei, Blattspreiten . .	vor	1.96	5.8	29.6	
	nach	1.79	4.7	26.3	— 3.3
Vitis vinifera, Unreife Beeren derselben Traube	vor	10.94	42.0	38.4	
	nach	9.88	37.0	37.4	— 1.0
Portulaca oleracea, Sprosse . .	vor	7.29	8.3	11.4	
	nach	6.80	7.6	11.2	— 0.2
Portulaca grandiflora, beblätterte Sprossgipfel	vor	4.36	1.6	3.7	
	nach	3.52	1.3	3.7	0.0
Mesembryanthemum blandum, beblätterte Sprossgipfel . . .	vor	10.23	0.9	0.9	
	nach	9.41	0.7	0.7	— 0.2

Die geringe positive Differenz bei *Begonia Verschaffeltii* und *Rheum officinale* fällt, zumal bei grossem Säuregehalt, nicht aus-

serhalb der möglichen individuellen Verschiedenheiten, und dasselbe gilt für einige weitere Zahlen der letzten Spalte. Jedenfalls ist so viel sicher, dass eine auffallende Production von Säure bei den untersuchten Pflanzen während der Nacht nicht stattfindet. In wie fern diese Versuche eine Abnahme der Acidität während der Nacht beweisen, brauchen wir nicht zu untersuchen, da wir im vorigen Abschnitt diese Abnahme für einen längeren Aufenthalt im Dunklen bereits kennen gelernt haben.

Auffallend ist es, dass die Gattungen *Portulaca* und *Mesembryanthemum* sich in dieser Beziehung nicht wie Fettpflanzen verhalten.

Untersucht man Pflanzen mit schwach saurem Zellsafte, wie ihn weitaus die meisten Gewächse besitzen, so lässt sich mit den jetzigen Hülfsmitteln ebenfalls gar keine tägliche Periodicität im Säure-gehalte nachweisen.

Die nächtliche, ausgiebige Production von Säure ist also eine ganz besondere Eigenschaft, welche, so weit wir jetzt wissen, nur bei Fettpflanzen gefunden wird.

Wir wollen sie jetzt einem genaueren Studium unterwerfen, und fassen dabei zunächst zwei Punkte in 's Auge: die Dauer dieser Production, und die Bedingungen, von denen sie abhängig ist.

Dauer der nächtlichen Säure-production. Der S. 405 beschriebene Versuch lehrt uns, dass die Zunahme des Säuregehaltes bei *Rochea falcata* auch in constanter Finsterniss nicht länger als grade Eine Nacht dauert. Dasselbe ist auch bei den anderen Fettpflanzen der Fall, und ich führe als Beleg einen Versuch mit *Echeveria metallica* an. Eine kräftige Topfpflanze war am 22 August 1881 bis 4u20 Nachmittags fortwährend von der Sonne beschienen worden. Jetzt wurde sie in einen Dunkelschrank gebracht, und die zwei besten Blätter gewählt, Eins um die Säure-Production während der Nacht, und das andere, um das Verhalten am folgenden Tage kennen zu lernen. Von jedem Blatte wurde eine Längshälfte vor, die andere nach der betreffenden Periode titrirt. Temperatur 16—18° C.

	Getödtet am:	Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Diff.
I Blatt. . . .	22 Aug. 4u20	28.73	1.5	0.5	
	23 „ 8u Morg.	29.73	26.0	8.7	+ 8.2
II Blatt. . . .	23 „ 8u „	28.81	27.0	9.4	
	24 „ 10u „	27.09	18.5	6.8	— 2.6

Es war ferner von Interesse zu wissen, ob die Production von Säure während der ganzen Nacht stattfindet, oder vielleicht auf die ersten Stunden nach der Verdunkelung beschränkt ist. Um dieses zu erfahren habe ich am 24 August abgeschnittene Blätter bis 4 Uhr Nachmittags den kräftigen Sonnenstrahlen ausgesetzt, sie dann in 's Dunkle gebracht und nicht wieder beleuchtet. Von jeder Art diente ein Blatt resp. ein Blattpaar um die Veränderung d r Acidität zwischen 4 Uhr und 9.30 Abends, das andere um das Verhalten zwischen 9u30 Abends und 8 Uhr des nächsten Morgens kennen zu lernen. Von *Echeveria metallica* dienten zu jedem Versuch die zwei Längshälften eines Blattes, von *Rochea falcata* die beide Blätter eines Paares, von *Crassula arborescens*, wegen der Kleinheit der Blätter je zwei Paare, dass aus beiden Paaren Ein Blatt vor und das andere nach der betreffenden Periode analysirt wurde. Die beiden zusammengefügten Blätter wurden dann, wie stets bei kleinen Blättern üblich, zusammen gewogen, getödtet und titrirt. Folgende Tabelle enthält die Resultate:

	Getödtet um:	Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Zunahme.
Echeveria metallica, 1° Blatt.	4 Uhr Nachm.	7.14	0.8	1.1	
	9.30 Ab.	7.73	2.4	3.1	2.0
Echeveria metallica, 2° Blatt.	9.30 Ab.	7.55	2.4	3.2	
	8 Uhr Morg.	7.35	6.1	8.3	5.1
Rochea falcata, 1° Paar . .	4 Uhr Nachm.	7.44	1.3	1.7	
	9.30 Ab.	5.89	1.3	2.2	0.5
Rochea falcata, 2° Paar . .	9.30 Ab.	6.29	1.4	2.2	
	8 Uhr Morg.	6.91	2.7	3.9	1.5
Crassula arborescens, 1° Gruppe	4 Uhr Nachm.	3.78	0.9	2.4	
	9.30 Ab.	3.11	0.8	2.6	0.2
Crassula arborescens, 2° Gruppe	9.30 Ab.	4.92	1.3	2.6	
	8 Uhr Morg.	4.45	2.3	5.2	2.6

Der Versuch mit *Echeveria metallica* zeigt, dass die Zunahme der Acidität sowohl in das erste, als in die beiden letzten Drittel der Nacht fiel, und zwar anfangs mit nur wenig geringerer Intensität als am Ende. Bei den beiden anderen Arten vertheilte sich die Production gleichfalls über die ganze Nacht; sie scheint hier aber vorwiegend in die beiden letzten Drittel zu fallen.

Jedenfalls ist so viel gewiss, dass die Zunahme der Acidität nicht auf die ersten Stunden nach der Verdunkelung beschränkt ist.

Wir dürfen also als feststehend betrachten, dass die nächtliche Zunahme der Acidität bei den untersuchten Fettpflanzen nicht merklich länger, aber auch nicht merklich kürzer als grade Eine Nacht dauert.

Die nächtliche Production von Säure findet nur nach vorangegangener Beleuchtung statt. Aus unserem ersten Versuche mit *Rochea falcata* (S. 405), in welchem die Veränderung der Acidität in halbtägigen Perioden verfolgt wurde, geht hervor, dass wenn die Pflanze am Tage im Dunklen gehalten wird, in der folgenden Nacht keine Vermehrung sondern eine geringe Verminderung der sauren Reaction beobachtet wird. Um während der Nacht Säure bilden zu können, bedarf die Pflanze also der Beleuchtung am Tage. Die nächtliche Production von Säure ist also vom Licht abhängig, und findet ohne dessen Mithülfe nicht statt, nur ist sie zeitlich von dessen Einwirkung getrennt. Welche Veränderungen das Licht in den Zellen hervorruft, denen zufolge diese, sobald es aufgehört hat auf sie einzuwirken, Säuren produciren können, muss einstweilen dahingestellt bleiben. Bis diese Verhältnisse klargelegt sind, werden wir aber die Wirkung des Lichtes in das grosse Gebiet der Reizwirkungen stellen, und die periodische Säurebildung als eine Reizerscheinung betrachten müssen.

Es scheint nicht überflüssig hier wiederum hervorzuheben, dass die Versuche uns nur über die relative Intensität von Production und Zersetzung von Säure belehren, und immer die Annahme gestatten, dass beide Processe fortwährend neben einander stattfinden, nur mit ungleicher Intensität. Unter dieser Annahme besteht die Reizwirkung des Lichtes einfach in einer zeitweisen bedeutenden Beschleunigung eines ohne dessen Hülfe langsam aber stetig fortschreitenden Processes. Vielleicht bestehen Reizwirkungen im Pflanzenreich ganz allgemein in der Beschleunigung resp. Verlangsamung bestimmter, ohne den Reiz nur mit anderer Intensität verlaufender Processe.

Durch Askenasy's schöne Versuche ist es bekannt[1]), dass die Blätter der Crassulaceen an warmen Sommertagen von den Strahlen der Sonne nicht selten bis 40—50° C. erwärmt werden. Berührt

1) Askenasy, Botanische Zeitung 1875. S. 441.

man sie mit der Hand, so fühlen sie sehr warm an. Dass so hohe Temperaturen auch in meinen Versuchen nicht selten erreicht wurden, davon habe ich mich durch besondere Beobachtungen an in Blätter eingesenkten Thermometer überzeugt. Man könnte nun meinen, dass diese Erwärmung vielleicht einen Reiz zur nächtlichen Säureproduction abgebe.

Dem ist aber nicht so. Dies geht am einfachsten aus der Thatsache hervor, dass die Zunahme der Acidität auch dann stattfindet, wenn die Sonne gar nicht geschienen hat, oder wenn die Blätter im Schatten dem diffusen Himmelslichte ausgesetzt wurden. Ob ich directe Besonnung oder nur diffuses Tageslicht anwandte, hatte auch auf die Intensität der Säure-production keinen merklichen Einfluss.

Folgender Versuch wurde am 15 August 1881 bei bewölktem Himmel angestellt. Die Blätter blieben bis 4 Uhr dem vollen Tageslichte ausgesetzt, dann wurde die eine Hälfte titrirt und die andere in 's Dunkle gebracht, wo sie bis zum nächsten Morgen um 10 Uhr blieben.

	Vor oder nach Ablauf der Nacht.	Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Zunahme.
Rochea falcata, zwei Blätter eines Paares	vor	11.89	1.7	1.4	
	nach	11.32	3.8	3.4	2.0
Sempervivum glutinosum, je zwei möglichst gleiche Blätter. .	vor	6.03	0.9	1.5	
	nach	5.83	5.5	9.4	7.9
Echeveria glauca, Längshälften von zwei Blättern	vor	8.53	0.5	0.6	
	nach	8.27	3.2	3.9	3.3

Also auch ohne directes Sonnenlicht eine sehr bedeutende Production von Säure. Zahlreiche weitere Versuche habe ich ohne Sonnenlicht anstellen müssen, und nie bemerkt, dass ich dadurch geringere Differenzen erlangte.

Ein anderer Versuch wurde in der Art angestellt, dass von den beiden Vergleichsobjecten das eine während eines Tages den directen Sonnenstrahlen ausgesetzt wurde, während das andere während derselben Zeit im Schatten lag, und nur von oben das

diffuse Licht des Himmels erhielt. Die ersteren Blätter fühlten sehr warm an, die letzteren kühl. Mittags um 4 Uhr wurden nun alle gleichzeitig in's Dunkle gebracht, wo sie zum nächsten Morgen blieben. Jetzt getödtet und titrirt, ergaben sie folgendes Resultat:

	Exposition.	Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Diff.
Echeveria metallica, Längshälften eines Blattes.	Sonne	8.24	5.4	6.5	
	Schatten	8.68	5.9	6.8	+ 0.3
Rochea falcata, Blätter eines Paares.	Sonne	11.61	4.7	4.0	
	Schatten	10.60	5.6	5.3	+ 1.3
Pachyphytum bracteatum, zwei gleiche Blätter	Sonne	9.38	5.8	6.2	
	Schatten	10.25	6.6	6.4	+ 0.2

Im nächsten Abschnitt werden wir sehen, dass in der Sonne die Säure stärker vernichtet wird als im diffusen Licht; die der Sonne ausgesetzt gewesenen Blätter waren also um 4 Uhr, als sie in's Dunkle gelangten, ärmer an Säure als die bis dahin im Schatten aufbewahrten. Die Differenz betrug pro 10 Gramm bei *Echeveria* 1.3, bei *Rochea* 0.9, bei *Pachyphytum* 1.5 C.C. In der Nacht hat sich diese Differenz bei *Rochea* nicht, wohl aber bei den anderen Arten wiederum ausgeglichen; die Production von Säure war also nach der Besonnung bei diesen grösser als nach Beleuchtung ohne Sonne, was aber seinen Grund, wenigstens zum Theil, darin haben kann, dass ein anfänglich geringerer Reichthum an Säure die Bildung neuer Säure-molecüle selbstverständlich begünstigt.

Auf alle Fälle lösen diese Versuche ihre Hauptaufgabe zur Genüge, indem sie zeigen, dass eine Erwärmung der Blätter am Tage keineswegs Bedingung für eine ausgiebige Production von Säure in der Nacht ist.

Andere Blätter habe ich während eines Tages im Dunkelkasten auf 44—45° C. erwärmt, und nun die Veränderung in der Acidität während der darauf folgenden Nacht gemessen. Obgleich ich vier verschiedene Arten untersuchte, konnte ich keine sichere Zunahme der Säuregehalte constatiren, und ich folgere also, dass

Erwärmung bei der Production von Säure nicht der auslösende Reiz sein kann.

Einfluss der Dauer der Beleuchtung. Folgender Versuch hat zur Aufgabe zu entscheiden, ob eine nur kurze Zeit dauernde Beleuchtung ausreicht, die nächtliche Säure-Production in ihrer vollen Intensität hervorzurufen. Die Versuchspflanzen wurden vorher in's Dunkle gebracht, und nachdem sie hier fast 24 Stunden verweilt hatten, wurden die Blätter von 2u30—3u30 des Mittags, oder von 12—3 Uhr dem vollen Tageslichte ausgesetzt. Beim letzten Versuch schien die Sonne von Zeit zu Zeit, beim ersten nicht. Am Ende der Expositionszeit wurde jedesmal das eine Exemplar getödtet, das andere in 's Dunkle gebracht, um erst am nächsten Morgen um 9 Uhr titrirt zu werden. Die Differenz lehrt also die Veränderung der Acidität während der auf die Beleuchtung folgenden Nacht.

	Vor oder nach Ablauf der Nacht.	Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Diff.
I. Nach einstündiger Beleuchtung.					
Echeveria metallica, Längshälften eines Blattes	vor	29.29	17.9	6.1	
	nach	24.98	14.4	5.8	— 0.3
Rochea falcata, Blätter eines Paares	vor	8.80	4.3	4.9	
	nach	8.58	4.1	4.8	— 0.1
II. Nach dreistündiger Beleuchtung.					
Echeveria metallica, Längshälften eines Blattes	vor	8.74	1.6	1.8	
	nach	7.83	2.8	3.6	+ 1.8
Rochea falcata, Blätter eines Paares	vor	9.66	5.2	5.4	
	nach	9.37	5.7	6.1	+ 1.7
Echeveria glauca, Längshälften von drei Blättern	vor	7.23	0.6	0.8	
	nach	6.83	1.2	1.8	+ 1.0

Einstündige Beleuchtung reichte also noch nicht aus, um eine merkliche Zunahme während der Nacht zu veranlassen. Dreistündige Beleuchtung genügte zwar um die Production über allen Zweifel zu erheben, aber ihre Intensität blieb noch weit bei dem zurück, was sie bei diesen sonst so reichlich Säure producirenden

Arten nach der Beleuchtung während eines vollen Tages erreichen kann (Vergl. z. B. die Tabelle auf S. 413).

Zur maximalen Production von Säure in der Nacht ist also jedenfalls eine mehrstündige Beleuchtung erforderlich. Die Wirkung des Lichtes häuft sich in den Zellen während mehrerer Stunden allmählig an.

Die nächtliche Säurebildung wird nicht durch die Assimilation von Kohlensäure hervorgerufen. Man könnte vermuthen, dass das Licht dadurch die nächtliche Bildung von Säure hervorrufe, dass durch seine Mitwirkung die dazu arforderlichen organischen Nährstoffe bereitet würden, m. a. w. dass es die Assimilation der Kohlensäure sei, welche als Bedingung für jenen Process anzusehen ist. Ohne Zweifel ist die Production von Säuren von der Anwesenheit eines ausreichenden Nährstoffquantums abhängig, jedoch braucht dieses nicht grade am vorhergehenden Tage angehäuft zu sein. Auch liegt kein Grund zu der Annahme vor, dass das Ausbleiben der periodischen Säurebildung in constanter Finsternis einem Mangel an Nährstoffen zuzuschreiben sei. Der Zuckergehalt der Crassulaceen-blätter ist erfahrungsmässig gross genug, um in so kurzer Zeit nicht erschöpft zu werden.

Es schien mir aber nicht unwichtig, durch directe Versuche mich zu überzeugen, dass die nächtliche Säure-bildung auch dann mit gewohnter Ausgiebigkeit vor sich geht, wenn die Blätter am Tage zwar beleuchtet waren, aber keine merklichen Mengen Kohlensäure hatten assimiliren können. Zwei Wege habe ich zu diesem Zwecke eingeschlagen. Einmal habe ich die Blätter in einem flachen abgeschlossenen Raume, dessen ganzer Boden mit einer Schichte Kohlensäure-freier Kalilauge bedeckt war, dem Lichte ausgesetzt. Es wurde dadurch nicht nur die Luft von Kohlensäure befreit, sondern es musste auch, nach ähnlichen Versuchen Saussure's, ein grosser Theil jener Kohlensäure, welche bei der Zersetzung der Säure der Blätter entstand, in die Kalilauge übergehen. Dass ein anderer Theil durch die Chlorophyllkörner zerlegt wurde, war selbstverständlich bei dieser Einrichting des Versuches nicht zu umgehen. Eine zweite Versuchsreihe stellte ich dann im blauen Lichte an, welches durch Kobaltglas gegangen war. Die Blätter wurden während des ganzen Tages dem Lichte ausgesetzt; abwechselnd schien die Sonne; bisweilen aber regnete es. Abends 4 Uhr wurde je ein Blatt titrirt und das andere in 's Dunkle gebracht, um erst am nächsten Morgen 9 Uhr analysirt zu werden.

	Vor oder nach Ablauf der Nacht	Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Zunahme.
I. Im kohlensäure-freien Raum.					
Rochea falcata, Blätter eines Paares	vor	13.29	1.3	1.0	
	nach	10.78	4.0	3.7	2.7
Sempervivum glutinosum, je zwei Blätter	vor	4.50	0.7	1.6	
	nach	4.42	2.2	5.0	3.4
Echeveria glauca, Längshälften von drei Blättern	vor	5.14	0.9	1.8	
	nach	4.59	1.4	3.1	1.3
II. Im blauen Lichte.					
Rochea falcata, Blätter eines Paares	vor	14.46	4.6	3.2	
	nach	13.15	8.2	6.2	3.0
Sempervivum glutinosum, je zwei Blätter	vor	6.36	3.2	5.0	
	nach	5.83	4.2	7.2	2.2
Echeveria glauca, Längshälften von drei Blättern	vor	15.63	3.9	2.5	
	nach	13.79	6.6	4.8	2.3

Während der Nacht findet also auch dann eine ausgiebige Bildung von Säure statt, wenn am vorhergehenden Tage die Kohlensäure-zersetzung möglichst verhindert war.

Contrôle-versuche hinter rothem Rubin-glase, in Luft mit 3 pCt. Kohlensäure und andere, unbedeckt in freier Luft, gaben nicht wesentlich andere Zahlen, und man darf somit annehmen, dass die Assimilation von Kohlensäure am Tage vor dem Versuche nicht als Ursache der nächtlichen Säurebildung zu betrachten ist.

Hinter den farbigen Gläsern war das Licht selbstverständlich sehr abgeschwächt, obgleich die Kasten derart eingerichtet waren, dass das Glas ihre Oberseite einnahm, und sie ohne jede Bedeckung den allseitig einfallenden Strahlen des Himmelslichtes ausgesetzt wurden.

D i e i n d i e s e m A b s c h n i t t e m i t g e t h e i l t e n V e r s u c h e z e i g e n, d a s s d i e n ä c h t l i c h e S ä u r e - b i l d u n g e i n e d e n F e t t p f l a n z e n e i g e n e E r s c h e i - n u n g i s t, w e l c h e d i r e c t d u r c h d a s L i c h t, u n d z w a r b e r e i t s d u r c h s c h w a c h e s a b e r a n h a l -

tendes Licht verursacht wird, und jedesmal nicht viel länger, aber auch nicht viel kürzer als Eine Nacht dauert.

V. Einfluss der Temperatur auf Bildung und Zersetzung der Säuren.

Geht man von der Ansicht aus, dass Production und Zersetzung von Säure in jeder Zelle fortwährend gleichzeitig stattfinden, und dass die Veränderungen der Acidität, welche unsere Versuche nachweisen, sich stets nur auf die Differenz dieser beiden Processe beziehen, so hat man sich nach Thatsachen um zu sehen, welche als Belege, oder wenigstens als Stützen für diese Ansicht gelten können. Von diesem Standpunkte aus ist es nun vom höchsten Interesse, den Einfluss der Temperatur auf die bis jetzt beschriebenen Erscheinungen kennen zu lernen. Denn wenn Production und Verlust in verschiedener Weise von der Wärme abhängen, wird ihre Differenz, d. h. also das Ergebniss unserer Versuche, bei anderen Temperaturen vielleicht eine ganz andere sein.

Der Uebersichtlichkeit wegen werden wir den Einfluss der Wärme getrennt untersuchen für die Verminderung der Acidität im Finstern, und für die nächtliche Production von Säure. Meine Versuche beschränken sich auf eine Wiederholung der früheren Experimente, bei einer Temperatur von zwischen 35 und 45° C. Um den gewünschten Wärmegrad während der ganzen Versuchsdauer möglichst constant zu erhalten, wurde folgende Einrichtung getroffen:

Ich benutzte zwei doppelwandige Blechkasten, deren beide Wandungen einen 3 Cm. breiten Raum zwischen sich frei liessen. Dieser Raum wurde mit Wasser gefüllt, das mittelst eines Thermoregulators auf eine constante Temperatur erwärmt wurde. Die Höhe des Innenraumes war 20 Cm. die Breite und Tiefe 28 und 15 Cm. Der eine Kasten hatte eine seitliche Thüre, vom anderen konnte die obere Wand als Deckel abgenommen werden.

Zur Regulirung der Temperatur benutzte ich einen Andreae'schen Thermoregulator[1]). Dieser besteht aus einer langen U-förmig gebogenen Röhre, deren eines, etwa 20 Cm. langes Bein oben geschlossen ist, und ganz in 's Wasser der Kastenwandung

---

1) Andreae, Maandblad voor Natuurwetenschappen. VIII, S. 98.

taucht, während das andere längere Bein aus dem Kasten herausragt. Letzteres Bein ist oben durch einen Kaoutchoucpfropfen geschlossen, durch den die Zuleitungsröhre des Leuchtgases gebracht wird, und hat seitlich ein kleines Rohr, durch den das Gas weiter zur Lampe befördert wird. Der Regulator wird mit Quecksilber gefüllt. Darauf bringt man in's kürzere Bein einige Tropfen einer Mischung von Aether und Alcohol in solchen Verhältnissen, dass das Gemenge bei derjenigen Temperatur kocht, welche man im Kasten erhalten will. Durch dieses einfache Mittel hat Andreae es erreicht, dass die Temperatur Tage lang bis auf etwa 0.1° C. constant erhalten werden kann. Ich befestige am unteren Ende der Gaszuleitungsröhre ein feines Bambusröhrchen, welches seitlich eine haarfeine Schlitze hat; hierdurch wird das immer störende Ankleben des Quecksilbers am Glase umgangen, und die Empfindlichkeit des Regulators wesentlich erhöht. Die Menge des Quecksilbers und die Tiefe, bis zu der man die Gaszuleitungsröhre einschiebt, regelt man so, dass das Niveau des flüssigen Metalles während des Gebrauches, also bei der gewünschten Temperatur, etwa in der Mitte der Höhe jener freien Spalte steht; ich nehme zu diesem Zweck, nach vorläufiger Füllung, die genaue Einstellung in einem Wasserbade von jener Temperatur vor.

Die Kasten brauchen einige Stunden, bis sie überall die Versuchstemperatur angenommen haben. Im Innern ist die Temperatur stets etwas niedriger als die des Wassers und des Regulators, und wird also durch ein eigenes Thermometer angewiesen. Je genauer Thüre resp. Deckel schliessen, um so besser stimmen beide mit einander überein, um so geringer wird aber auch die Luftcirculation im Innern. Kommt es auf sehr constante, und überall im Kasten möglichst gleiche Temperatur an, so ziehe ich den Kasten mit dem Deckel dem mit der seitlichen Thüre entschieden vor.

Bei meinen Versuchen wurde die Temperatur stets vorher auf die gewünschte Höhe gebracht. Die Luft in dem Kasten wurde durch Schälchen mit Wasser feucht gehalten; die Blätter auch wohl mit der Wundfläche in ein weinig destillirtes Wasser getaucht, da sie sonst leicht welken würden. Da es sich immer um die Veränderung der Acidität während des Aufenthaltes im Kasten handelte, kam selbstverständlich von jedem Paar Vergleichsobjecte nur Eins in den Kasten, während das andere beim Anfang des Versuchs getödtet und titrirt wurde. Nach Ablauf des Versuches wurden die Blätter aus dem Kasten genommen und sofort der Analyse unterworfen.

Gehen wir jetzt zu der Beschreibung einzelner Versuche über.

Säure-Verlust der Fettpflanzen bei 35—41° C. Die zu diesem Versuche ausgewählten Versuchsobjecte wurden während eines ganzen Tages möglichst gleichmässig dem vollen Tageslichte und der Sonne ausgesetzt, dann Abends gleichzeitig in 's Dunkle gebracht, und während der Nacht sich selbst überlassen um, bei gewöhnlicher Temperatur, einen möglichst hohen Säuregehalt zu erreichen. Am nächsten Morgen 11 Uhr wurde je Ein Exemplar titrirt und das andere in den warmen Kasten gebracht, wo es während 23 Stunden bei 41° C. blieb. Nur in dem Versuche mit *Opuntia* war die Temperatur eine niedrigere: 35—37° C. Am Ende des Versuches waren die Organe völlig lebendig und sahen normal aus; sie hatten aber, wie die Tabelle lehrt, ganz bedeutend an Säure eingebüsst.

	Vor oder nach der Erwärmung.	Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Differenz.
I. Erwärmung auf 41° C.					
Echeveria metallica, Längshälften eines jungen Blattes	vor	5.55	11.4	20.5	
	nach	6.02	5.6	9.3	—11.2
Echeveria metallica, Längshälften von zwei ausgewachsenen Blättern	vor	9.83	12.4	12.6	
	nach	10.92	6.0	5.5	— 7.1
Echeveria glauca, Längshälften von zwei ausgewachsenen Blättern .	vor	8.36	7.1	8.5	
	nach	8.45	3.6	4.3	— 4.2
Sempervivum glutinosum, je zwei gleiche Blätter	vor	14.57	7.4	5.1	
	nach	15.70	2.0	1.3	— 3.8
Sempervivum chlorochrysum, je drei gleiche Blätter	vor	14.02	12.6	9.0	
	nach	15.93	1.7	1.1	— 7.9
Crassula lactea, je 10 Blätter . .	vor	6.64	3.0	4.5	
	nach	6.79	1.6	2.4	— 2.1
Rochea falcata, Blätter desselben Paares.	vor	8.58	5.9	6.9	
	nach	8.65	1.5	1.7	— 4.8
II. Erwärmung auf 35—37°.					
Opuntia monacantha, Längshälften einer jungen Scheibe	vor	3.54	1.7	4.8	
	nach	4.06	0.9	2.2	— 2.6

Vergleicht man diese Säure-Verluste mit den in der Tabelle auf S. 409 verzeichneten, welche bei gleichem Anfangszustande in sechs Tagen bei gewöhnlicher Temperatur eintraten, so wird man wohl zugeben, dass die Abnahme der Acidität durch Erhöhung der Temperatur ganz bedeutend beschleunigt wird.

Um dieses Resultat noch besser zu beweisen, habe ich in folgender Reihe neben jedem einzelnen Versuch im warmen Kasten auch einen mit möglichst vergleichbaren Organen bei gewöhnlicher Temperatur angestellt. Die Temperatur im warmen Kasten war 35—37°, der Aufenthalt dauerte hier 2 × 24 Stunden; die Temperatur im Dunkelschrank war 18—20° C.; die Objecte verweilten hier 6 Tage. Die Versuche fingen an, nachdem die Organe einen Tag kräftig beleuchtet und darauf eine Nacht der normalen Säurebildung bei gewöhnlicher Temperatur im Dunklen überlassen waren:

	Temperatur.	Vor oder nach Ablauf des Versuchs.	Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Differenz.
Rochea falcata, junge Blattpaare von 5.5 Cm. Blattlänge	35—37°	vor	3.81	2.9	7.6	
		nach	4.07	1.1	2.7	— 4.9
	18—20	vor	4.27	2.2	5.2	
		nach	4.78	1.2	2.5	— 2.7
Hoya carnosa, Längshälften von je 2 Blättern .	35°	vor	1.85	0.9	4.9	
		nach	1.94	0.3	1.5	— 3.4
	18—20°	vor	3.43	1.7	5.0	
		nach	3.25	1.6	4.9	— 0.1
Phyllocactus Phyllanthus, Längshälften flacher Stengel	35—37°	vor	9.86	4.3	4.4	
		nach	10.01	1.4	1.4	— 3.0
	18—20°	vor	7.03	1.8	2.6	
		nach	7.10	1.0	1.4	— 1.2

Es ist somit auch hier in sechs Tagen bei 18—20° der Verlust an Säure geringer als in zwei Tagen bei 35—37° C.

In den beiden mitgetheilten Versuchsreihen wurden die Pflanzentheile grade in dem Augenblicke der höheren Temperatur ausgesetzt, wo sie infolge der nächtlichen Säurebildung ein Maximum

von Säure enthielten. Der folgende Versuch zeigt, dass auch nach längerem Aufenthalt in constanter Finsterniss, durch Temperatur-erhöhung das Verschwinden der Säure ganz wesentlich beschleunigt werden kann.

Dieser Versuch bildete einen Theil der S. 407 und 408 beschriebenen. Von der am 9 Aug. noch vorhandenen Auswahl von Blättern wurde je ein, mit den beiden dort als „III° Blatt" 1) bezeichneten möchlichst gleiches Blatt ausgesucht und der Länge nach getheilt; die eine Hälfte wurde sofort analysirt; die andere 20 Stunden lang im warmen Kasten bei 41—42° C. aufbewahrt und darauf titrirt. In der folgende Tabelle stelle ich die mit diesen beiden Blättern erhaltenen Zahlen zusammen und füge die Zahlen aus den Tabellen S. 408, welche sich auf das „III° Blatt" beziehen, als Contrôle dazu. Diese vier Blätter hatten also während sechs Tage vor Anfang des Versuchs im Dunklen verweilt und zwar A und B an der Pflanze, C und D im abgebrochenen Zustand.

Echeveria metallica. Längshälften ausgewachsener Blätter.	Temp.	Vor oder nach Ablauf des Versuchs.	Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Differenz.
I. Sechs Tage vorher an der Pflanze im Dunklen.						
A. Versuchsdauer 20 Stund.	41° C.	vor	18.78	10.5	5.6	
		nach	20.42	3.5	1.7	— 3.9
B. Contrôle, Blatt III S. 408, Versuchsdauer 5 Tage .	17° C.	vor	10.61	5.7	5.3	
		nach	9.84	4.4	4.5	— 0.8
II. Sechs Tage vorher abgebrochen und in 's Dunkle gebracht.						
A. Versuchsdauer 20 Stund.	41° C.	vor	14.48	5.7	4.0	
		nach	14.80	2.1	1.4	— 2.6
B. Contrôle, Blatt III S. 408, Versuchsdauer 5 Tage .	17° C.	vor	16.65	10.2	6.1	
		nach	14.28	6.0	4.2	— 1.9

Der Säure-vernichtende Einfluss der Temperatur ist auch hier unzweifelbar; in 20 Stunden wurde bei 41° C. weit mehr Säure verloren als in 5 Tagen bei 17° C.

1) In den Tabellen auf S. 408 steht irrthümlich „Blattpaar".

Dieser Einfluss der Temperatur ist aber ebenso wenig auf die Fettpflanzen beschränkt, wie die Verminderung der Acidität beim mehrtägigen Aufenthalt im Dunklen selbst. Als Beleg für diesen Satz habe ich neben dem S. 410 beschriebenen Versuch mit den Blattstielen von *Rheum* und *Begonia*, ein Experiment im warmen Kasten angestellt. Die Objecte waren in der dort beschriebenen Weise ausgewählt und vorbereitet, wurden aber hier 2 × 24 Stunden bei einer Temperatur von 35° C. aufbewahrt. Der Verlust an Säure, den sie dabei erlitten, zeigt die folgende Tabelle.

Blattstiele. Zwei Tage bei 35° C.	Vor oder nach Ablauf der Erwärm.	Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Differenz.	Contrôle in 6 Tagen bei 18-20° C.
Begonia Verschaffeltii .	vor	8.93	14.4	16.1		
	nach	8.97	9.8	10.9	— 8.2	— 1.8
Begonia ricinifolia . .	vor	5.75	12.2	21.2		
	nach	5.63	6.8	12.1	— 9.1	— 2.9
Rheum officinale . . .	vor	10.75	18.5	17.2		
	nach	10.09	12.0	11.9	— 5.3	— 1.9

In der letzten Spalte stelle ich die Säure-Verluste aus dem S. 410 beschriebenen Experiment, welches bei 18—20° C. 6 Tage dauerte neben den bei 35° C. in zwei Tagen erhaltenen Resultaten. Der Einfluss der Temperatur war ein ganz auffallend grosser.

Wir wollen von dieser Erfahrung sogleich eine Anwendung machen. Bei sehr zahlreichen Pflanzen ist der Verlust an Säure bei mehrtägigem Aufenthalt im Dunklen so gering, dass er sich nach den jetzigen Methoden nicht zweifellos beweisen lässt. Man wird nun erwarten dürfen, dass er durch Erwärmung auf 35—40° C. wenigstens in vielen Fällen hinreichend zunehmen wird, um ausserhalb der Beobachtungsfehler zu fallen. Die Erfahrung hat dieses bestätigt, wie die folgenden Versuche zeigen. Die Objecte wurden Mittags 4 Uhr eingesammelt und in's Dunkle gebracht; der Versuch fing am nächsten Morgen an, und der Aufenthalt im warmen Kasten dauerte 23 Stunden. Temperatur 41° C.

	Vor oder nach Ablauf der Erwärm.	Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Diff.
Begonia Lapeyrousii, Blattstiele	vor	10.01	17.3	17.3	
	nach	10.16	13.4	13.2	— 4.1
Vitis vinifera, unreife Beeren derselben Traube	vor	13.05	39.2	30.0	
	nach	13.41	33.5	25.0	— 5.0
Vitis vinifera, Ranken . . .	vor	4.09	11.2	27.4	
	nach	4.11	7.6	18.5	— 8.9
Portulaca oleracea, ausgewachsene Stengel	vor	5.93	5.8	9.8	
	nach	5.50	1.5	2.7	— 7.1
Portulaca grandiflora, beblätterte Stengel	vor	10.31	7.3	7.1	
	nach	10.95	3.5	3.2	— 3.9
Oxalis Deppei, Blattstiele . .	vor	2.96	8.9	30.1	
	nach	3.03	6.3	20.8	— 9.3

Also stets ein sehr beträchtlicher Verlust an Säure. Vergleicht man diese Zahlen mit den S. 414 mitgetheilten, welche die Veränderung der Acidität bei gewöhnlicher Temperatur während einer Nacht anweisen, so ist auch hier der Einfluss der Erwärmung, trotz der etwa doppelt so langen Versuchsdauer, ganz unzweifelbar.

Mit einer Reihe weiterer Arten habe ich ähnliche Versuche durchgeführt. Da aber ihr anfänglicher, normaler Säuregehalt ein ganz geringer war (meist weniger als 2 C.C. pro 10 Gramm Pflanze), waren auch die erhaltenen Differenzen zu klein, um als völlig beweisend betrachtet zu werden, und ich würde ihnen gar keinen Werth beilegen, wenn sie nicht stets negativ gewesen wären. Dieser Umstand spricht aber dafür, dass auch bei geringerem Säuregehalt die Pflanzentheile bei erhöhter Temperatur Säure verlieren.

So weit also bis jetzt unsere Versuche reichen, zeigen alle Pflanzentheile in dem Punkte ein gleiches Verhalten, dass sie bei künstlich erhöhter Temperatur mehr oder weniger an Säure einbüssen. Es gilt dieser Satz für den ausgewachsenen Zustand oder bei künstlicher Sistirung des Wachsthums; die das Wachsthum selbst begleitende Säurebildung habe ich in dieser Richtung noch nicht untersucht.

An diesen Satz lassen sich zwei Folgerungen knüpfen. Erstens dass die Fettpflanzen sich in dieser Beziehung nicht wesentlich anders verhalten, als die übrigen Gewächse. Sogar der Grösse nach sind ihre Säure-verluste nicht wesentlich anders, wenn man sie mit anderen Pflanzen mit annähernd demselben Gehalt an Säure vergleicht.

Zweitens geben diese Erfahrungen eine weitere Stütze ab für die Ansicht, dass auch bei gewöhnlicher Temperatur in allen Pflanzen unaufhörlich Zersetzung von Säure, wenn auch äusserst langsam und meist ganz unmerklich, vor sich geht.

Ebenso wenig wie bei wochenlangem Aufenthalt im Dunklen bei gewöhnlicher Temperatur die saure Reaction je völlig verschwindet, ebenso wenig scheint dieses auch beim mehrtägigem Aufenthalt in grösserer Wärme der Fall zu sein. Wenigstens habe ich Organe von zahlreichen Arten von Fettpflanzen und anderen Gewächsen 3—5 Tage im Dunklen bei 35° C. aufbewahrt, und ein Verschwinden der sauren Reaction mit Lackmusspapier, so lange die Theile überhaupt am Leben blieben, nicht constatiren können.

Einfluss der Temperatur auf die nächtliche Säure-production der Fettpflanzen. Die mitgetheilten Versuche geben uns ein Mittel in die Hand um zu entscheiden, ob während der normalen periodischen Säurebildung bei den Fettpflanzen die Zersetzung von Säure auf die Tageszeit beschränkt ist, oder vielmehr auch Nachts neben der Production fortdauert.

Findet während der Nacht, nach vorausgegangener Beleuchtung, nur Säurebildung statt, so wird auch nur diese von der Temperatur afficirt werden können. Gehen dagegen beide entgegengesetzte Processe gleichzeitig vor sich, so liegt die Möglichkeit vor, dass die Zersetzung in höherem Maasse von der gesteigerten Wärme gefördert wird als die Säurebildung, da letztere sowohl der Zeit nach beschränkt als auch in ihrer Ausgiebigkeit durch die Menge des empfangenen Lichtes bestimmt ist.

Meine Versuche haben diese Erwartung bestätigt, und gezeigt, dass durch Erwärmung während der Nacht, die Zersetzung von Säure ebenso gross oder sogar noch grösser, als die Bildung, gemacht werden kann.

Es war von Interesse, den Säure-gehalt nicht nur von und am Ende einer ganzen Nacht zu bestimmen, da ja die Möglichkeit vorlag, dass die Production durch die höhere Wärme derart beschleunigt

werden könnte, dass sie rascher verlief und früher beendet war, als bei gewöhnlicher Temperatur.

In einer ersten Versuchsreihe habe ich daher je drei vergleichbare Objecte ausgewählt und sie während eines sonnigen Tages dem vollen Himmelslichte bis 4 Uhr ausgesetzt. Um diese Zeit wurde je ein Exemplar analysirt, und gelangten die beiden anderen in den auf 45° C. erwärmten Kasten, wo das eine bis 10 Uhr Abends, das andere bis zum nächsten Morgen 11 Uhr verweilte. Von *Rochea falcata* wurde ein viertes vergleichbares Blatt um 4 Uhr in den Dunkelschrank gebracht, und dort die ganze Nacht bei etwa 17° C. aufbewahrt; es bildete bis zum nächsten Morgen, als es analysirt wurde, eine sehr normale Säuremenge.

	Getödtet:	Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Diff.
Rochea falcata, je Ein Blatt .	vor	13.04	1.5	1.2	
	nach 6 St.	12.71	1.9	1.5	+ 0.3
	nach 19 St.	13.19	1.6	1.2	— 0.3
Contrôle bei 17° C.	—	9.79	8.8	9.0	+ 7.8
Echeveria glauca, je zwei Blätter	vor	17.25	1.1	0.6	
	nach 6 St.	17.24	1.7	0.9	+ 0.3
	nach 19 St.	18.62	2.0	1.1	+ 0.2
Sempervivum glutinosum, je zwei Blätter	vor	7.70	1.2	1.6	
	nach 6 St.	6.98	1.9	2.7	+ 1.1
	nach 19 St.	7.99	2.8	3.5	+ 0.8

Statt der ausgiebigen Production von Säure, welche diese Arten in einer Nacht nach kräftiger Beleuchtung aufzuweisen pflegen (Vergl. die Tabelle auf S. 413), fand hier bei *Rochea* keine, bei *Echeveria* und bei *Sempervivum* nur eine geringe Zunahme der Acidität statt.

In der zweiten Versuchsreihe wurde nur der Anfang der Nacht berücksichtigt; die Versuchsobjecte kamen nach kräftiger Beleuchtung Nachmittags um 4 Uhr alle in die vorher auf 41° C. erwärmten Kasten, und blieben hier bis 7 resp. 10 Uhr Abends bei derselben Temperatur. Von jeder Art nahm ich zwei Gruppen von vergleichbaren Objecten. Die erste Gruppe diente um die Veränderung in der Acidität zwischen 4 und 7 Uhr, die zweite um die zwischen 7 und 10 Uhr zu bestimmen. Diese Gruppen sind in der Tabelle mit A und B bezeichnet.

		Analysirt:	Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Diff.
Echeveria metallica	A	4 Uhr	5.21	0.7	1.3	
		7 „	5.41	0.7	1.3	0.0
	B	7 „	4.62	0.5	1.1	
		10 „	4.81	0.5	1.0	— 0.1
Rochea falcata	A	4 „	10.60	1.8	1.7	
		7 „	10.68	1.4	1.3	— 0.4
	B	7 „	8.02	1.2	1.5	
		10 „	6.52	0.8	1.2	— 0.3

Es findet somit auch nicht in den ersten Stunden eine ausgiebige Production von Säure statt. Bei *Echeveria* hielten sich im Gegentheil Production und Zersetzung das Gleichgewicht, bei *Rochea* waltete die Zersetzung vor. Vergleicht man diese Zahlen mit den S. 416 mitgetheilten, welche sich gleichfalls auf den ersten Theil der Nacht beziehen (4—9.30 Abends), so ist der Einfluss der Temperatur ganz deutlich.

Diese Versuche berechtigen uns zu der Folgerung, dass auch während der Nacht, nach vorangegangener Beleuchtung, ebenso wohl, wie beim Aufenthalt in constanter Finsterniss, die Zersetzung von Säure fortschreitet. Durch erhöhte Temperatur wird sie so viel kräftiger beschleunigt als die Production, dass sie dieser bei 40° das Gleichgewicht halten, oder sogar überwiegen kann.

In den Blättern der Crassulaceen geht die Vernichtung von Säuremolecülen also stets und ohne Unterbrechung, nur mit wechselender Intensität vor sich. Am Tage durch verschiedene Umstände beschleunigt, wird sie unter normalen Vegetationsbedingungen während der Nacht von der Säurebildung weit überboten, und dadurch der directen Beobachtung entzogen.

VI. Die Verminderung der Acidität am Tage.

Unter den gewöhnlichen Lebensbedingungen verlieren die Fettpflanzen am Tage annähernd ebenso viel Säure, als sie in der vorangehenden Nacht producirt haben; jeden Abend sind sie, wie

bereits den ältesten Beobachtern bekannt war, so arm an jenen Substanzen, dass diese durch den Geschmack kaum oder gar nicht mehr nachgewiesen werden können.

Vergleicht man mit dieser Erfahrung die in unserem ersten Versuche mit *Rochea falcata* S. 406 gewonnenen Zahlen, so sieht man sogleich, dass wenn man die Pflanze am Abend in 's Dunkle bringt, und sie nun hier während einiger Tage stehen lässt, der Verlust an Säure am ersten Tage ein auffallend viel kleinerer ist, als die nächtliche Production, ja dass sogar in 2 × 24 Stunden im Dunklen nur etwa die Hälfte verloren wird von dem, was in Einer Nacht entsteht, was also unter normalen Verhältnissen auch wohl an einem Tage verschwinden könnte. Zahlreiche Versuche haben diese Folgerung auch bei anderen Arten bestätigt; ich weise beispielshalber noch auf die für *Echeveria metallica* S. 415 mitgetheilten Zahlen.

Die normale tägliche periodische Verminderung der Acidität ist also keineswegs einfach derselbe Process, wie die stetige Zersetzung der Säure im Dunklen, sondern unterscheidet sich von diesen durch eine weit grössere Ausgiebigkeit. Die Ursache dieser Verschiedenheit liegt in dem beschleunigenden Einflusse des Lichtes, auch des schwachen Tageslichtes, auf den Process der Säurezersetzung. Die folgenden Versuche geben hierüber Aufschluss.

In einer ersten Reihe habe ich den Einfluss sehr schwachen Tageslichtes mit dem Säureverluste in völliger Dunkelheit verglichen. Die Versuchsobjecte waren Tags vorher kräftig und gleichmässig beleuchtet, und Abends in den Dunkelschrank gebracht. Am Morgen 8 Uhr wurden nun von jeder Species das eine Vergleichsobject hinter einem Nordfenster dem Lichte ausgesetzt, während das andere im Dunkelschrank blieb. Nachmittags halb vier wurden sämmtliche Objecte gleichzeitig getödtet und titrirt. Da sie nun am Morgen gleichen Reichthum an Säure gehabt haben müssen, so weisen die Differenzen in der Tabelle ohne Weiteres an, wie viel Säure am Lichte mehr zersetzt wurde als im Dunklen. Die absolute Grösse der Zersetzung geht aus den Zahlen zwar nicht hervor, sie ist aber für das Resultat gleichgültig, und kann leicht annähernd aus anderen Versuchen mit denselben Arten abgeleitet werden. Kräftige, ausgewachsene, in der gewöhnlichen Weise ausgewählte Blätter resp. Blatthälften dienten zu diesem Versuche. Das Licht war viel schwächer als in allen sonstigen Versuchen, da hier nur von einem kleinen Theile des Himmels Licht auf die Blätter fallen konnte, während in meinen übrigen Experi-

menten die Versuchsobjecte gewöhnlich von allen Seiten Licht erhielten.

	Art der Exposition.	Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Diff.
Echeveria metallica, Längshälften eines Blattes	Licht	6.09	1.7	2.8	
	Dunkel	7.23	5.4	7.5	4.7
Rochea falcata, Blätter eines Paares	Licht	12.15	5.5	4.5	
	Dunkel	12.05	10.3	8.5	4.0
Echeveria glauca, Längshälften von drei Blättern	Licht	10.16	1.3	1.3	
	Dunkel	10.45	3.9	3.7	2.4

Demnach ist der Verlust an Säure bei sehr schwachem diffusem Licht bereits auffallend grösser als im Finstern, unter sonst gleichen Bedingungen.

In allen Versuchen, in denen ich Blätter von Fettpflanzen völlig frei exponirte, und sie von oben und von allen Seiten Licht empfangen konnten, aber doch nicht von den directen Sonnenstrahlen getroffen wurden, war die Zersetzung der Säure stets eine sehr kräftige. Doch pflegt directes Sonnenlicht die Zersetzung noch mehr zu beschleunigen, was zum Theil seinen Grund in der grösseren Intensität des Lichtes, zum Theil aber auch in der dabei unvermeidlichen bedeutenden Erwärmung der Blätter haben mag. In dem folgenden Versuch wurden die Objecte, wie in dem zuletzt beschriebenen, nachdem sie am vorigen Tage normal beleuchtet und während der Nacht verdunkelt waren, theils der Sonne, theils dem diffusen Tageslichte bis Nachmittags 4 Uhr ausgesetzt, und darauf gleichzeitig analysirt. Da man am Morgen in jedem Paare von Vergleichsobjecten gleichen Säuregehalt annehmen durfte, weisen die Differenzen in der Tabelle direct an, wie viel Säure an der Sonne mehr zersetzt wurde als im diffusen Lichte. Die Sonne schien nicht ununterbrochen, sondern es zogen während des ganzen Tages Wolken vorüber. Die dem diffusen Lichte ausgesetzten Blätter von *Echeveria metallica* und *Rochea falcata* lagen hinter einem Nordfenster; die von *Pachyphytum bracteatum* im Freien, waren aber gegen die directen Sonnenstrahlen durch einen verticalen Schirm geschützt. Die besonnten Blätter fühlten sich warm an; die nicht besonnten kühl.

	Art des Lichtes.	Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Diff.
Echeveria metallica, Längshälften eines Blattes	Sonne	5.42	1.2	2.2	
	Diffus	5.69	2.3	4.0	1.8
Rochea falcata, Blätter eines Paares	Sonne	7.09	1.1	1.6	
	Diffus	7.35	2.0	2.7	1.1
Pachyphytum bracteatum, Blätter .	Sonne	12.57	2.4	1.9	
	Diffus	15.49	5.3	3.4	1.5

An der Sonne verloren die Blätter somit mehr Säure als im diffusen Tageslicht, Eine Wiederholung dieses Versuches mit den beiden ersteren Arten ergab dasselbe Resultat.

Verminderung der Acidität am Tage bei anderen Pflanzen. Bis jetzt habe ich nur Glieder der Familie der Crassulaceen in die mitgetheilten Versuche aufgenommen. Es findet sich dieselbe bedeutende Zersetzung von Säuren unter dem Einfluss des Tageslichtes aber auch bei anderen Fettpflanzen, wenigstens sofern diese auch die Erscheinung der nächtlichen Production aufweisen. So z. B. bei *Stapelia, Phyllocactus, Opuntia.* Einen mit letzterer Pflanze angestellten Versuch will ich als Beispiel mittheilen. Es wurden ein altes und ein junges Stammglied der Länge nach getheilt, nachdem sie Tags vorher gut beleuchtet, und des Nachts verdunkelt gewesen waren. Die einen Hälften wurden Morgens 8 Uhr analysirt, die anderen dem vollen Himmelslichte ausgesetzt und erst um 6 Uhr Abends getödtet. Die Sonne schien fast unabgebrochen.

	Vor oder nach Ablauf der Exposition.	Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Diff.
Opuntia monacantha, Längshälften einer jungen Scheibe . .	vor	6.46	4.7	7.3	
	nach	7.77	0.8	1.0	— 6.3
Opuntia monacantha, Längshälften einer alten Scheibe . .	vor	7.76	1.6	2.1	
	nach	10.50	1.1	1.0	— 1.1

Die ältere Scheibe war viel ärmer an Säure als wie die junge

(Vergl. S. 406), in beiden fiel der Gehalt bis zu der selben Grenze herab.

Andere Arten als Fettpflanzen habe ich bis jetzt in dieser Richtung noch nicht geprüft. Es wäre sehr wichtig zu erfahren, ob auch bei ihnen das Licht einen begünstigenden Einfluss auf die Zersetzung der Säure hat. Es ist offenbar nicht zu erwarten, dass dieser Einfluss ein so bedeutender sein wird wie bei den Fettpflanzen. Doch sprechen mehrere Gründe dafür, dass diese Wirkung des Lichtes keine, den Fettpflanzen völlig eigenthümliche Erscheinung sei.

Einfluss der Farbe des Lichtes auf die Zersetzung der Säuren am Tage. Am 3 August 1881 habe ich mich darüber zu belehren versucht, ob die Farbe des Lichts einen auffallenden Einfluss auf die Zersetzung der Säuren habe, und dazu den Verlust an Säure in möglichst gleichen Versuchsobjecten hinter rothem und blauem Glase verglichen. Die Gläser waren die zu pflanzenphysiologischen Versuchen vielseitig empfohlenen, Rubinglas als rothes, Kobaltglas als blaues, und aus der Fabrik der Herren Warmbrunn und Quilitz in Berlin bezogen. Ich benutzte zwei grosse 50 Cm. lange und 30 Cm. breite Kasten, deren Oberseite durch die betreffende Glasscheibe eingenommen war, und exponirte die Objecte nicht auf dem Bodem der Kasten, sondern auf Glasscheiben, welche in kurzer Entfernung unterhalb des farbigen Glases angebracht waren. Vor Anfang des Versuchs wurde der Deckel mittelst streifen schwarzen Papieres derart auf dem Kasten geklebt, dass nur durch die Glasscheibe Licht eintreten konnte. Die Kasten wurden im Freien exponirt; der Tag war anfangs sonnig, nach Mittag aber trübe. Der Versuch dauerte von Morgens 8 Uhr bis Abends 7 Uhr. Die Analysen ergaben die folgenden Zahlen:

	Farbe des Lichts.	Vor oder nach Ablauf der Exposition.	Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Verlust an Säure	Diff. zwischen Roth und Blau.
Echeveria metallica .	Roth	vor	15.70	9.4	6.0		
		nach	14.59	3.9	2.7	3.3	
	Blau	vor	17.69	12.6	7.1		
		nach	17.65	6.9	3.9	3.2	+ 0.1
Rochea falcata . .	Roth	vor	19.17	8.5	4.4		
		nach	19.00	4.8	2.5	1.9	
	Blau	vor	19.67	8.8	4.5		
		nach	22.79	5.8	2.5	2.0	— 0.1

	Farbe des Lichts.	Vor oder nach Ablauf der Exposition.	Gewicht in Grm.	Acidität in C.C. KHO.	Acidität pro 10 Grm.	Verlust an Säure.	Diff. zwischen Roth und Blau.
Sempervivum glutinosum	Roth	vor	12.82	10.9	8.5		
		nach	13.08	4.7	3.6	4.9	
	Blau	vor	12.64	10.4	8.2		
		nach	12.60	3.3	2.6	5.6	— 0.7
Sempervivum chlorochrysum	Roth	vor	8.78	8.6	9.8		
		nach	9.38	4.3	4.6	5.2	
	Blau	vor	8.47	7.4	8.7		
		nach	8.54	4.6	5.4	3.2	+ 2.0
Crassula lactea . .	Roth	vor	4.14	1.7	4.1		
		nach	4.67	0.9	1.9	2.2	
	Blau	vor	4.39	1.5	3.4		
		nach	4.37	0.7	1.6	1.8	+ 0.4
Diastemon Hookeri .	Roth	vor	3.66	1.5	4.1		
		nach	4.17	0.5	1.2	2.9	
	Blau	vor	4.07	1.2	2.9		
		nach	4.10	0.3	0.7	2.2	+ 0.7
Kleinia anteuphorbium	Roth	vor	2.64	0.9	3.4		
		nach	2.61	0.4	1.5	1.9	
	Blau	vor	1.97	0.6	3.0		
		nach	2.28	0.3	1.3	1.7	+ 0.2

Die beiden zuverlässigsten Arten, *Rochea* und *Echeveria*, zeigen gar keinen Unterschied zwischen dem rothen und dem blauen Licht; bei den übrigen Arten sind die Unterschiede meist gering, und nicht gleichsinnig. Ein Unterschied zwischen den beiden Lichtfarben hat sich also nicht geltend gemacht.

Wäre die Zersetzung der organischen Säuren, wie man früher annahm, ein Theil des Assimilationsprocesses in den Chlorophyllkörnern, so musste man erwarten, dass sie in der weniger brechbaren Hälfte des Spectrums, wie sie vom Rubinglas durchgelassen wird, weit intensiver sein würde, wie hinter dem nur die andere Hälfte des Spectrums durchlassenden Kobaltglas. Dieses ist nun nicht der Fall; hinter beiden Gläsern wurde von allen Arten nahezu gleichviel, etwa die Hälfte der vorhandenen Säuremenge zersetzt. Die beschleunigende Wirkung des Lichtes auf diese Zersetzung ist also gar nicht identisch mit der Wirkung des Lichtes bei der Kohlensäure-zerlegung.

Ich habe noch einige Versuche angestellt über den Einfluss der Kohlensäure-zerlegung auf die Zersetzung der Säuren im Tageslichte, und dazu die Verluste an organischer Säure in einer Kohlensäure-freien und in einer 3 pCt. dieses Gases haltenden Luft untersucht. In keinem der beiden Fälle verhielten sich die Blätter der empfindlichsten Crassulaceen wesentlich anders als in der freien Luft. Ob den Chlorophyllkörnern also aus anderer Quelle als aus dieser Zersetzung viel oder wenig Kohlensäure zugeht, scheint auf die Ausgiebigkeit dieses Processes, wie wohl zu erwarten war, keinen Einfluss auszuüben.

Fassen wir die erhaltenen Resultate kurz zusammen, so können wir Folgendes sagen:

Die Zersetzung der organischen Säuren in den Fettpflanzen wird am Tage sowohl durch diffuses Licht als zumal durch directes Sonnenlicht wesentlich beschleunigt; die Farbe des Lichtes hat darauf aber keinen merklichen Einfluss.

Diese Zersetzung ist weder ein Theil des Processes der Kohlensäure-assimilation, noch auch ein mit diesem übereinstimmender Reductionsprocess; denn sie kann in völliger Finsterniss stattfinden, und wenn sie auch vom Lichte beschleunigt wird, so verhält sich dabei das blaue Licht nicht wesentlich anders als das rothe.

Welcher Art diese Wirkung des Lichtes ist, ist eins der interressantesten Probleme aus der Physiologie der Pflanzenzelle.

Der periodische Verlust an Säure beruht auf wirklicher Zersetzung. Es ist vielleicht nicht überflüssig am Ende dieser experimentellen Auseinandersetzungen, einen Beweis für die Berechtigung des vielfach von mir gebrauchten Ausdruckes: Zersetzung von Säure, zu geben. Ich habe diesen als gleichwerthig mit Verminderung der Acidität benutzt, und eine einfache Ueberlegung wird zeigen, dass die Verminderung der Acidität, wenigstens die unter normalen Bedingungen bei den Fettpflanzen stattfindende, unmöglich auf Neutralisation der Säuren beruhen, sondern nur in deren nahezu völligen Vernichtung oder wenigstens Entfernung aus dem Zellsafte beruhen kann. Dass ein kleiner Theil neutralisirt wird, und in der Form von Salzen im Zellsafte zurückbleibt, beweisen die Befunde directer Analysen[1]).

1) Vergl. z. *Opera II*, S. 286.

Wir knüpfen unsere Betrachtung an die S. 413 mitgetheilte Tabelle an. Die Production von Säure während Einer Nacht betrug hier für *Echeveria metallica* 8.2 C.C., für *Rochea falcata* 6.6 C.C., für *Sempervivum chlorochrysum* 6.0 C.C. und für einige weitere Arten zwischen 2.4 und 3 C.C. Nimmt man an, dass die Säure nur Aepfelsäure war, so entspricht 1 C.C. 6.7 Milligramm Säure. Es wurden also in jener Nacht pro 10 Gramm Blattsubstanz producirt: *Echeveria* 55 Milligr., *Rochea* 44 Milligr., *Sempervivum* 40, und in den übrigen Arten etwa 15—20 Milligr. Nehmen wir nun ferner an, dass eine solche Production wahrend des ganzen Sommers in jeder Nacht stattfindet, oder, was gewiss wohl erlaubt sein wird, dass die Production eines ganzen Jahres nicht geringer sein wird, als die welche unter jener Annahme in den drei bis vier wärmsten Sommermonaten, also z. B. in 100 Tagen stattfinden würde. Es wird dann die ganze Jahresproduction, jetzt auf 100 Gramm Blattsubstanz berechnet, grade des Tausendfache jener Zahlen, wir haben also statt der Milligramme einfach Gramme zu schreiben. Würde nun diese ganze Säuremenge angehäuft, oder gar durch Basen neutralisirt, so würden die Säfte jener Blätter also über 15—55 pCt. Trockensubstanz enthalten. Thatsächlich enthalten sie aber stets nur wenige Procente, vielleicht nie über 5 pCt., wovon dann noch nur ein relativ kleiner Theil auf die Säure fällt.

Wenn nun auch diese Betrachtung keineswegs auf Genauigkeit Anspruch machen kann, so lehrt sie doch wenigstens so viel mit Sicherheit, dass weitaus der grösste Theil der producirten Säure, ohne jede Spur zurück zu lassen, aus dem Zellsafte, und somit offenbar auch aus der ganzen Pflanze verschwindet. Und dass dieses ohne Zersetzung nicht möglich ist, liegt auf der Hand. Wir brauchen also keinen Anstand zu nehmen, diesen Ausdruck zu verwenden, auch wenn bis jetzt über die Art und Weise der Zersetzung noch keine Versuche angestellt wurden. Nur soviel können wir, nach den bekannten Versuchen Saussure's, als feststehend betrachten, dass dabei nicht unansehnliche Mengen Kohlensäure gebildet werden.

VII. Ueber die Zersetzung organischer Säuren durch das Sonnenlicht.

Die zerstörende Wirkung des Lichtes auf die organischen Säuren ist keineswegs auf das lebendige Pflanzengewebe beschränkt, im Gegentheil auch chemisch reine Lösungen solcher Säuren

werden durch das Licht der Sonne zersetzt. Sie theilen diese Eigenschaft mit zahllosen anderen organischen Verbindungen, wie Farbstoffen, Gerbstoffen, aetherischen Oelen, manchen Kohlenwasserstoffen u. s. w., welche alle theils nur im Lichte, theils im Dunklen Sauerstoff aufnehmen und sich mit diesem verbinden 1). Bei den organischen Säuren ist diese Oxydation von einer leicht nachweisbaren Entwickelung von Kohlensäure begleitet.

Im Dunklen oxydiren die organischen Säuren, wenigstens die hier in Betracht kommenden, sich an der Luft nicht, vorausgesetzt natürlich, dass ihre Lösungen frei sind von Schimmel und Bacterien, welche die Säure als Nährstoff benutzen und dafür Kohlensäure ausathmen.

Das Verschwinden der organischen Säuren aus den Blättern der Fettpflanzen darf nun aber keineswegs einfach mit ihrer Oxydation in chemisch reinen Lösungen auf eine Linie gestellt werden. Dies geht ohne Weiteres aus der Thatsache hervor, dass es auch im Dunklen stattfindet. Aber auch im Lichte ist der physiologische Process, soweit meine Versuche reichen, ein viel rascherer als der chemische. Da aber in dem Pflanzengewebe die Intercellularräume den Sauerstoff direct zu jeder Zelle führen, während die langsame Diffusion dieses Gases auch in einer sehr flachen Schicht einer Lösung vielleicht die Oxydation wesentlich verlangsamt, und beide Vorgänge überhaupt sehr schwer quantitativ vergleichbar zu machen sind, so lässt sich hierüber einstweilen noch kein endgültiges Urtheil aussprechen. Bei dem jetzigen Zustand unserer Kenntnisse ist somit die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, das die directe chemische Wirkung des Lichtes auch in der Pflanze zu dem Verschwinden der organischen Säure beiträgt. Vielleicht tritt sie, der physiologischen gegenüber, ganz in den Hintergrund, vielleicht aber bildet sie, wenigstens in bestimmten Fällen, einen messbaren Theil des ganzen Processes.

Vor vielen Jahren hat bereits Sachs 2) auf dieses Verhalten der organischen Säuren aufmerksam gemacht, und nachgewiesen, dass bis in die tiefsten Schichten der meisten saftigen Pflanzentheile, ein so starkes Licht eindringt, dass wenigstens von dieser Seite

---

1) Eine sehr schöne Uebersicht der chemischen Wirkungen des Lichtes findet sich in E. Becquerel, La lumière, ses causes et ses effets. Paris 1868. Tom. II.

2) Sachs., Durchleuchtung von Pflanzentheilen, Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien 1860. XLIII. S. 266.

eine Betheiligung des Lichtes nicht von der Hand gewiesen werden kann.

Diesen Betrachtungen gegenüber schien es mir nun geboten, hier wenigstens eine gedrängte Uebersicht von jenen Erfahrungen zu geben, auf welche unsere Kenntniss von der Zersetzung der sogenannten Pflanzensäuren (Oxalsäure, Aepfelsäure, Citronensäure, Weinsäure) in reinen Lösungen im Lichte beruht. Ich thue dieses um so lieber, als diese Erfahrungen in der Pflanzenphysiologie bisher nur wenig berücksichtigt wurden, und doch manche nicht unwichtige Anknüpfungspunkte für die Erklärung physiologischer Processe bieten.

Zwei Reihen von Erscheinungen bieten sich hier dar: die Oxydation der freien Säuren in wässriger Lösung und die Reduction ihrer Eisenoxydsalze zu Oxydulverbindungen. Beide finden nur im Licht, und stets unter Abscheidung von Kohlensäure statt. Wir betrachten zunächst die freien Säuren und fangen mit der Oxalsäure an.

Am Allgemeinsten bekannt ist die Thatsache, dass Oxalsäure in verdünnten Lösungen durch das Licht zersetzt wird. Wittstein beobachtete, dass aus einer Lösung von Oxalsäure, welche in einer geschlossenen Flasche im Sommer an einem Fenster stand, wo sie häufig von der Sonne beschienen wurde, nach 2½ Monaten ein grosser Theil der Säure verschwunden war [1]), und empfiehlt somit die Aufbewahrung zumal titrirter Lösungen von Oxalsäure, im Dunklen. Auch Bizio [2]), sowie Downes und Blunt [3]) haben diese Erscheinung beobachtet, und wegen der Einführung der Oxalsäure als Grundlage der Acidimetrie durch Mohr ist sie jedem Chemiker bekannt [4]).

Von der Richtigkeit dieser Beobachtungen und von der grossen Geschwindigkeit mit der sich diese Zersetzung vollzieht, kann man sicht leicht überzeugen. Es genügt dazu einige C. C. einer titrirten Lösung an einem sonnigen Sommertage im Freien zu exponiren, und sie am Abend wieder zu titriren. Freilich ist die

1) Wittstein, Ueber die Aufbewahrung von Normal-Oxalsäure, Viertel-. jahrschrift f. prakt. Pharm. XI. 573, Ref. in Fresenius. Zeitschr. f. anal Chemie 1862. (1). S. 495.

2) Bizio, Il nuovo Cimento (2) T. I. p. 272; Ref. in Zeitschr. f. Chemie, T. VI. S. 52.

3) A. Downes und T. P. Blunt. Chem. News 37. S. 19, Ref. in Chem. Jahresber. 1878. S. 1080, Vergl. auch A. Downes, Chem. News. 42. S. 178.

4) Mohr, Titrirmethode 1877. 5 Aufl. S. 92.

chemische Intensität des Lichtes an verschiedenen Tagen eine äusserst verschiedene, und ununterbrochener Sonnenschein bietet keine Garantie für die Anwesenheit ansehnlicher Mengen chemischer Strahlen. Im Sommer 1881 habe ich zahlreiche Male 10 C.C. zehntelnormaler Oxalsäure Morgens 9 Uhr im Freien exponirt und Abends 5 Uhr titrirt. Häufig war an sonnigen Tagen das Titre fast nicht verändert, sehr häufig wurde die Flüssigkeit, statt durch 10 C.C. zehntelnormaler Kalilauge, bereits durch 7.5—9.5 C.C. neutralisirt, und hatte also 0.5—2.5 C.C. Oxalsäure verloren. Am 3 August aber wurde in einem ähnlichen Versuch genau die Hälfte der exponirten Oxalsäure zerstört (10 C.C. 0.1 Aeq. Oxalsäure nach Exposition durch 5 C.C. 0.1 Aeq. KHO neutralisirt). Bei mehrtägiger Exposition wurde häufig alle Säure aus den 10 C.C. 0.1 Aeq. Oxalsäure zersetzt. Schwächere Lösungen, z. B. von 0.025 und 0.01 Aeq. werden sehr gewöhnlich in 1—2 Tagen völlig neutral. Je dünner die Schicht der Lösung, je mehr Sauerstoff also Zutritt hat, um so rascher ist die Zersetzung. Leitete ich einen regelmässigen Strom von Luft über die Flüssigkeit, so war der Verlust an Säure ein sehr bedeutender. Imbibirte ich Fliesspapier mit zehntelnormaler Lösung, so genügte meist eine eintägige Exposition um jede Spur von Säure verschwinden zu lassen. Die zehntelnormale Lösung zeigte sich bei diesen Versuchen als die am meisten empfehlenswerthe; verglich ich mit ihr Lösungen anderer Concentration, so war sowohl bei stärkeren als bei schwächeren Lösungen die Geschwindigkeit der Zersetzung, an demselben Tage und bei gleicher Exposition, geringer. Bei den stärkeren Lösungen rührt dies zum Theil wenigstens daher, dass mit erhöhter Concentration das Vermögen, Sauerstoff aufzulösen, abnimmt.

Wiederholt man diese Versuche mit Lösungen von Aepfelsäure, Citronensäure und Weinsäure, so erhält man ähnliche Resultate, doch ist die Zersetzung hier eine viel langsamere. Ich exponirte z. B. je 10 C.C. einer zehntelnormalen Lösung von diesen drei Säuren und von Oxalsäure vom 26—28 Juni 1881 im Freien; die Titration am Ende des Versuches ergab, dass verschwunden waren: von Oxalsäure 2.95 C.C., Aepfelsäure 0.4 C.C., Citronensäure 0.5 C.C. und von Weinsäure 0.6 C.C., und ähnliche Resultate gaben Versuche mit schwächeren Lösungen. Zehntelnormale Lösungen der drei letztgenannten Säuren, in wenigen C.C. in Filtrirpapier imbibirt, und in geschlos-

senen Gefässen exponirt, brauchten zwei und mehrere Tage um völlig zersetzt zu werden.

Das Verdunsten der Lösungen in der Sonne bietet immer grosse Schwierigkeiten, und die Bedeckung mit Glasplatten führt eine andere sehr unliebsame Fehlerquelle ein, zumal da man nicht weiss, ob alle benutzten Platten einen gleich grossen Theil des chemischen Lichtes absorbiren und reflectiren. Ich habe deshalb in späteren Versuchen die Säuren in reines dickes Glycerin gelöst, und dieses in flachen Glasschaalen in dünner Schicht dem Lichte exponirt. Bei siebentägiger Exposition erhielt ich dann in Contrôle-Versuchen genau dieselben Zahlen; es wurde dabei z. B. von 13—30 August 1881 von 10 C.C. 0.2 Aeq. Aepfelsäure 2.1 C.C. und von 10 C.C. 0.1 Aeq. Citronensäure 1.5 C.C. zersetzt; in grösseren Schaalen bei dünnerer Schicht war die Zersetzung in derselben Zeit noch etwas grösser.

Exponirt man die Säuren im sauerstofffreien Raum, z. B. in umgekehrten Reagenzröhrchen über Quecksilber, so findet auch bei mehrtägigem Versuchsdauer keine merkliche Zersetzung statt. Exponirt man sie in langen horizontalen Röhren, oder in Waschflaschen, und leitet man täglich einen Strom kohlensäurefreier Luft über sie, während man die entweichende Luft durch eine titrirte Lösung von Barytwasser führt, so kann man sich von der Entstehung von Kohlensäure überzeugen. Bereits der dicke Niederschlag von kohlensaurem Baryt zeigte mir dieses bei allen vier den genannten Säuren an. Titrirte ich die Säure-lösung und die Barytlösung am Ende des Versuches, so zeigte sich, dass alle verschwundene Säure vollständig in Kohlensäure verwandelt war. Es wurden z. B. in fünf Tagen von 10 C.C. 0.1 Aeq. Oxalsäure 2.05 C.C. zersetzt, während dafür 4.0 C.C. 0.1 Aeq. Kohlensäure gefunden wurden. Da nun jedes Aequivalent Oxalsäure zwei Aeq. Kohlensäure geben kann ($H_2 C_2 O_4 + O = CO_2 + H_2 O$) hätte nach der Rechnung 4.1 C.C. Kohlensäure gefunden werden müssen.

Rothes und blaues, resp. durch Rubinglas und durch Kobaltglas gegangenes Licht haben sehr verschiedene Wirkung. Bei allen nahmhaft gemachten Säuren fand die Zerstörung nur im blauen Lichte und nicht im rothen statt, und nur bei Oxalsäure konnte ich in einem Falle bei längerer Versuchsdauer einen geringen Verlust in jenem rothen Lichtgemenge feststellen.

Setzt man neutrale Kalisalze der vier genannten Säuren dem Sonnenlichte aus, so werden sie alcalisch, jedoch nur sehr schwach;

die Bindung an Kalium setzt offenbar der Zersetzung ein ganz wesentliches Hinderniss in den Weg. Vielleicht wird nur soviel Säure vom Licht zersetzt, als in der verdünnten Lösung durch Dissociation frei wird, und sind die Salzmoleküle selbst für das Licht unempfindlich.

Es ist selbstverständlich, dass auch in ausgepressten Pflanzensäften am Lichte die freie Säure zersetzt wird; ich habe mich zum Ueberflusse davon durch einige Versuche überzeugt. Es folgt daraus, dass solche Säfte nach ihrer Praeparation, bis zum Titriren, entweder im Dunklen, oder doch in einem schlecht beleuchteten Raum aufbewahrt werden müssen, zumal wenn sie Oxalsäure enthalten. Diese Vorschrift habe ich bei meinen in den vorigen Abschnitten beschriebenen Versuchen mit den getödteten Pflanzentheilen befolgt.

Einige Forscher haben den Einfluss organischer Säuren in künstlichen Lösungen auf die Thätigkeit des Chlorophylls im Lichte studirt [1]. Es ist dabei stets im Auge zu behalten, dass diese hier Kohlensäure produciren und dadurch indirect deren Assimilation fördern können.

Wir kommen jetzt zu der Reduction von Eisenoxydsalzen durch organische Säuren im Sonnenlichte. Unter dem Einflusse des Sonnenlichtes haben die Eisenoxydsalze eine Neigung sich in Oxydulsalze zu verwandeln [2] und sie thun dieses, sobald sich in der Lösung ein Körper befindet, der sich mit einem Theil ihres Sauerstoffes verbinden kann, im Allgemeinen also mit organischen Substanzen. Lösungen von Eisenchlorid in Alcohol, in Aether, in verschiedenen organischen Säuren zeigen diese Zersetzung; das gelbe Oxydsalz verwandelt sich in kurzer Zeit vollständig in das farblose Oxydulsalz. Schüttelt man dieses, falls es gelöst blieb, mit vieler Luft, so stellt sich die gelbe Farbe wieder her, und es ist somit neues Oxydsalz gebildet, welches nun an der Sonne wieder entfärbt werden kann. In dieser Weise kann man den Versuch beliebig oft wiederholen, bis schliesslich die organische Substanz verschwunden und in Kohlensäure umgewandelt ist. Das Eisen wirkt hier also in der Art, dass es den Sauerstoff auf immer neue Molecüle des organischen Körpers überträgt.

Die Entwickelung von Kohlensäure lässt sich am schönsten mit

1) z. B. Schultz-Schultzenstein, nach Jahresbericht für Agric.-Chemie, VII. 1864. S. 119.

2) Vergl. hierüber Becquerel, La lumière, l. c. p. 70-73.

Oxalsäure beobachten[1]). Ich wählte eine Lösung von 0.2 Aeq. Oxalsäure und setzte zu dieser entweder Eisenchlorid, oder Eisenoxydhydrat, das ich durch Praecipitation mittelst Ammoniak aus Eisenchlorid frisch bereitet und gut ausgewaschen hatte. Nach beiden Verfahrensarten erhält man dieselben Resultate, die erstere ist bequemer, die letztere schliesst die Mitwirkung der Salzsäure aus. Brachte ich nun eine dieser beiden Flüssigkeiten, welche intensiv gelb gefärbt waren, in einem umgekehrten Reagenzrohr über Quecksilber, oder über die Lösung selbst in 's Sonnenlicht, so fing fast augenblicklich eine kräftige Gasentwickelung an; in kleinen Blasen stieg das Gas auf, um sich im oberen Theile der Röhre zu sammeln. Dabei entfärbte sich die Lösung und es entstand ein reichlicher gelber kristallinischer Niederschlag von oxalsaurem Eisenoxydul. Nach Döbereiner, der diese Zersetzung beschreibt, findet sie wohl im violetten und blauen, aber nicht im rothen und gelben Sonnenlichte statt[2]). Der Niederschlag löst sich weder beim Kochen, noch auch durch Zusatz einer starken Oxalsäure-lösung auf.

Auch citronensaures Eisenoxyd, über Quecksilber der Sonne ausgesetzt, entwickelte eine reichliche Menge Kohlensäure, welche als Blasen aufstieg; sobald die anfangs gelbe Lösung entfärbt war, hielt die Gasbildung auf.

Um die Rückbildung des Oxydsalzes aus der Oxydulverbindung zu beobachten, muss man mit solchen Säuren experimentiren, deren Eisenoxydulsalz in Wasser leicht löslich ist, und die Versuche nicht über Quecksilber, sondern in offenen Reagenzröhrchen vornehmen. Folgende Versuche mögen zum Beleg des oben hierüber Gesagten mitgetheilt werden.

Citronensäure, Aepfelsäure und Weinsäure von 0.1—0.2 Aeq. habe ich wie die Oxalsäure theils mit Eisenchloridlösung, theils mit frischem gewaschenem Eisenoxydhydrat versetzt, bis sie eine braune Farbe hatten. An der Sonne entfärbten sie sich, zwar langsamer als die Oxalsäure, doch in ½—2 Stunden vollständig; es entstand kein Niederschlag, denn das farblose Oxydulsalz blieb gelöst. Die Oxydsalze waren völlig zersetzt, denn Gerbsäure gab in den entfärbten Lösungen keinen Niederschlag mehr. In 's Dunkle gebracht, nahmen die Lösungen wieder Sauerstoff auf und färbten

---

1) G. Lemoine (Comptes rendus, T. 97. S. 1208) benutzt die Entwickelung der Kohlensäure zur Messung des Einflusses verschiedener Factoren auf die Zersetzung von Oxalsäure durch Eisenchlorid im Sonnenlicht.

2) Naumann, Algem. Chemie, S. 826.

sich allmählig wieder gelb bis braun, um so rascher, je besserer Zutritt die Luft zu ihren tiefsten Theilen hatte.

Spuren von Eisensalzen können in dieser Weise in kurzer Zeit ganz beträchtliche Mengen organischer Säuren umsetzen. Dazu ist nur erforderlich, dass die Luft leichten Zutritt zu der Lösung hat, damit jedes Molecül des gebildeten Oxydulsalzes sich sofort in Oxydsalz verwandlen könne. Bei der Darstellung reiner Lösungen, zumal behufs des Titrirens, ist also auf Abwesenheit der geringsten Spuren von Eisen zu achten [1]), ebenso bei den im Vorhergehenden erwähnten Versuchen über die Zersetzung der freien reinen Säuren an der Sonne. So geringe Spuren von Eisenchlorid, dass sie die acidimetrische Ausmessung der Säure nicht hinderten, beschleunigten die Zersetzung bereits ganz erheblich. So verloren z. B. 10 C.C. zehntelnormaler Oxalsäure unter Mitwirkung einer Spur Eisenchlorid in zwei Stunden an der Sonne 2.5 C.C. und 10 C.C. von Lösungen derselben Stärke von Aepfelsäure, Weinsäure und Citronensäure verloren in sieben Stunden an der Sonne, mit demselben Zusatze 2.0, 2.5 resp. 3.6 C.C. Säure. Vergleicht man diese Zahlen mit den S. 442 für eisenfreie Lösungen mitgetheilten, so sieht man, dass sie ganz anderer Ordnung sind.

Wie das Eisen, verhalten sich in dieser Beziehung auch andere schwere Metalle, vor Allen das Uran [2]). Aehnliche Wirkungen sind ferner von den Salzen des Quecksilbers, des Silbers, des Kupfers, und des Chromiums bekannt [3]).

Am ausführlichsten studirt sind die Erscheinungen, welche eisenhaltige Lösungen von Weinsäure im Sonnenlichte bieten, da diese als Grundlage gewisser photographischer Verfahrungsarten dienen [4]). Es ist hier nicht der Ort, auf diesen Punkt näher einzugehen, doch möge ein einfaches und leicht zu wiederholendes Beispiel hervorgehoben werden. Man färbe eine Weinsäure-lösung von etwa 1. Aeq. mit Eisenchlorid goldgelb, bestreiche hiermit gewöhnliches Schreibpapier und lasse es im Dunklen trocknen. Nun legt man ein gedrucktes Bild oder auch einen Bogen Druckpapier darauf, drücke beide mittelst einer Glasplatte

---

1) Mohr, Titrirmethode, S. 139.

2) Niepce de St. Victor et L. Corvisart in Wöhlers Annalen d. Chemie und Pharmacie, Bd. 37. 1860. S. 112, wo sich auch einiges über die Umsetzung des Amylums im Lichte findet.

3) Becquerel, La lumière, T. II. p. 66—74 und p. 164.

4) Vergl. hierüber Poitevin in Ann. Chim. et Phys., 3 Serie, 1861. T. 62. S. 205—210.

fest an einander und setze sie der Sonne aus. Das Sonnenlicht entfärbt das Eisensalz. Nun behandle man das Papier mit verdünnter Gerbsäure; an den verdunkelt gewesenen Stellen schlägt sich das Eisenoxydsalz als gerbsaures Eisen nieder; an den beleuchteten Stellen reagirt das Oxydulsalz nicht, und es entsteht also ein positives Bild. Man braucht also nur noch mit vielem Wasser auszuwaschen und zu trocknen, um die photographische Copie zum Aufheben fertig zu haben.

Das Eisen besitzt also die Eigenschaft, unter dem Einflusse des Lichtes den freien Sauerstoff auf organische Verbindungen zu übertragen und diese zu oxydiren. Vielleicht steht es mit dieser Eigenschaft in Zusammenhang, dass das Eisen sowohl im Thierreich, wie im Pflanzenreich grade dort eine Rolle spielt, wo Sauerstoff in bedeutender Menge übertragen werden muss, im Blute und im Chlorophyll [1]).

Noch eine andere merkwürdige Analogie verdient hervorgehoben zu werden. Wie Ein Atom Eisen nach einander zahlreiche Atome Säure und Sauerstoff binden und in der Form von Kohlensäure (und Wasser) wieder frei lassen kann, so müssen nach unserer Vorstellung bei der Athmung die lebendigen Molecüle des Protoplasma die organischen Nährstoffe (Glucose) und den Sauerstoff binden, und sie in Form von Kohlensäure und Wasser wieder ausscheiden. Die Ausarbeitung dieser Analogie kann vielleicht wichtige Gesichtspunkte für die Erforschung der Athmungserscheinungen eröffnen.

VIII. Zusammenfassung der Resultate [2]).

Zahlreiche sogenannte Fettpflanzen, welche grossentheils zu den Crassulaceen, zum Theil aber auch zu den Cactaceen und anderen Familien gehören, zeichnen sich vor anderen Pflanzen durch eine merkwürdige periodische Production und Zersetzung

---

1) Nach Horsford soll sogar Kohlensäure durch Eisenphosphat unter Bildung von Kohlenoxyd im Sonnenlichte zersetzt werden können. Vergl. Sitzber. der K. Akad., Wien, Bd. 67, (2) S. 466.

2) Eine vorläufige Mittheilung hierüber befindet sich in der Bot. Ztg. vom 30 Mai 1884, No. 22.

organischer Säuren aus [1]). Am Morgen sind ihre Säfte oft auffallend stark sauer, um gegen Abend nur noch schwach sauer oder nahezu neutral zu sein. Sie zeigen diese Periodicität bereits in der Jugend während ihres Wachsthums, entwickeln sie zum vollen Maasse im erwachsenen Zustand, und behalten sie, wenn auch mit abnehmender Stärke, bis in das hohe Alter bei. Die producirte Säure ist vorwiegend Aepfelsäure, von dieser kann 1 Gramm Blattsubstanz in Einer Nacht etwa 2—5 Milligramm neu bilden, um am nächsten Tag wieder nahezu ebensoviel zu verlieren.

Diese Periodicität kommt der Hauptsache nach durch das Zusammenwirken von drei Factoren zu Stande. Der erstere ist die wohl allen Pflanzen gemeinsame, stetig aber langsam fortschreitende, vom Licht unabhängige Zersetzung der organischen Säuren des Zellsaftes. Sie ist im Allgemeinen um so kräftiger, je reicher der Pflanzentheil an gelöster Säure, um so schwächer und langsamer, je schwächer die saure Reaction des Saftes ist. Daher ist sie bei den meisten Pflanzen so schwach, dass es bis jetzt nicht gelang sie überall zweifellos nachzuweisen.

Der zweite Factor ist die Beschleunigung dieses Processes durch das Licht, welche schon in sehr schwachem diffusem Licht eine ganz bedeutende, im Sonnenlichte aber noch kräftiger ist. In wiefern diese Erscheinung den Fettpflanzen eigenthümlich ist, habe ich noch nicht untersucht.

Der dritte Factor ist die nächtliche Production von Säure. Diese ist eine äusserst eigenthümliche Erscheinung, welche vom Lichte hervorgerufen wird, das die Blätter während des Tages bescheint, welche aber dessenungeachtet während der Nacht stattfindet. Sie bildet das eigentlich Charakteristische der Fettpflanzen in dieser Beziehung.

Die nächtliche Säurebildung besitzt nicht eine von äusseren Einflüssen unabhängige, innere Periodicität; sie hört in constanter Finsterniss nach der ersten Nacht völlig auf, und ist also auf jene Nächte beschränkt, denen eine genügende Lichteinwirkung am Tage vorherging. Dagegen wird sie bereits von sehr schwachem Licht hervorgerufen, wenn dieses nur während mehrerer Stunden die Organe trifft. Einstündige Beleuchtung bedingt sie nicht. Die

1) Die Abhandlung von G. Kraus: Ueber die Wasservertheilung in der Pflanze, IV, Die Acidität des Zellsaftes, in den Abh. d. Naturf. Ges. zu Halle, Bd. XVI, 1884, welche zum Theil auch die Fettpflanzen behandelt, erhielt ich erst während des Druckes dieses Aufsatzes, und konnte sie deshalb leider nicht mehr berücksichtigen.

Production von Säure dauert während der ganzen Nacht, aber auch nicht länger als eine Nacht.

Während dieser Zeit steht die Zersetzung der Säure nicht stille, und die beobachtete Zunahme des Säuregehaltes weist also nur die Differenz zwischen beiden Grössen an. Um sich davon zu überzeugen braucht man nur die Pflanzentheile während der Nacht bei 35—40° C. aufzubewahren; die Zersetzung von Säure wird dann, wie bei allen Gewächsen, auch wenn sie nicht zu den Fettpflanzen gehören, ganz wesentlich beschleunigt, und zwar so, dass sie jetzt mit der Production gleichen Schritt halten, oder sie sogar überbieten kann. Während einer solchen Nacht bleibt dann, trotz kräftiger vorangegangener Beleuchtung, der Säuregehalt unverändert, oder nimmt nur wenig zu oder gar etwas ab; es hängt dies von den Arten und von verschiedenen Umständen ab.

So weit reichen meine Versuche. Ich mag aber diesen Aufsatz nicht abschliessen, ohne eine Frage, welche sich jedem Leser aufdringen wird, wenigstens kurz berührt zu haben. Wozu jene auffallend grosse Verschwendung von Stoff und Kraft, und wozu jene merkwürdig genaue Anpassung der Säure-bildung an die normalen Vegetationsbedingungen? Ein so hoch differenzirter Process muss doch offenbar eine ganz bestimmte physiologische Bedeutung haben.

Zunächst scheint es mir angesichts dieser Thatsachen unmöglich, Schleiden's in der Einleitung erwähnte Ansicht, dass die Säuren nur Nebenprodukte anderweitiger Stoffwechselprocesse seien, aufrecht zu erhalten. Die stetige Zersetzung im Dunklen und vielleicht auch deren Beschleunigung durch das Licht würde damit zwar wohl im Einklang sein, aber die so merkwürdig complicirte Erscheinung der periodischen Säurebildung ist ohne sehr gezwungene Hülfshypothesen mit ihr nicht zu vereinbaren.

Hat somit die periodische Säurebildung eine wesentliche Rolle im Leben zu erfüllen, so fragt sich wohl zuerst, weshalb sie auf die Fettpflanzen beschränkt sei. Wir haben, mit anderen Worten, nachzusuchen, welche den Fettpflanzen als solchen eigene Eigenschaften irgend eine Beziehung zu ihrem Säure-gehalte erkennen lassen. Hier geben uns nun die bekannten Versuche Askenasy's den Schlüssel, um uns wenigstens eine wahrscheinliche Vorstellung von diesen Beziehungen zu machen. Askenasy zeigte, dass die fleischigen Organe der Fettpflanzen im Hochsommer an sonnigen Tagen nicht selten bis 40—45° C. und darüber von den Sonnenstrahlen erwärmt werden, ja es kommt vor, dass diese Erwärmung

bis ganz nahe an die Temperaturgrenze ihres Lebens geht. Dünnblättrige Pflanzen schützen sich an der Sonne gegen solche Erwärmung durch ihre Verdunstung, aber die Fettpflanzen sind grade dadurch ausgezeichnet, dass ihre Verdunstungsoberfläche im Verhältniss zu ihrem Volumen so äusserst klein ist. Sie können also einer solchen Erwärmung um so weniger entgehen, als sie auf ihren natürlichen Standorten stets grade möglichst stark der Sonne ausgesetzt sind.

Aus Askenasy's Versuchen folgt also, dass die Fettpflanzen sich durch eine sehr bedeutende Erwärmung, welche an jedem sonnigen Tage fast unfehlbar eintritt, von den übrigen Gewächsen unterscheiden.

Durch eine solche Erwärmung wird aber bei allen Pflanzen, soweit meine Versuche reichen, die stetige Zersetzung von Säuren ganz erheblich beschleunigt. Ohne irgend welche besondere Eigenschaft zu besitzen, würden die Fettpflanzen also einem solchen Säureverluste nicht entgehen können; sie würden, wenigstens im Sommer und an ihren natürlichen Standorten, stets nur einen sehr schwach sauren Zellsaft haben.

Eine bedeutende Säurebildung am Tage würde hierin nichts ändern, da die Zersetzung bei der höheren Temperatur deren ganzen Effekt würde vernichten können, wie es in unseren Versuchen bei künstlicher Erwärmung in der Nacht der Fall war.

Nur eine kräftige Production von Säure während der Nacht kann diesen Gewächsen, wenigstens periodisch, eine stark saure Reaction des Zellsaftes sichern, wenn sie auch nicht verhindern kann, dass an jedem Tage nahezu der ganze Vorrath von Säure wieder verloren geht. Nur durch eine solche können sich also die Fettpflanzen die Vortheile sichern, welche so vielen anderen Pflanzen in ihrem normalen, nicht periodischen Reichthum an Säure gegeben ist.

Diese Betrachtungen zeigen uns, dass wir die periodische Säurebildung bei den Fettpflanzen als eine besondere Adaptation aufzufassen haben, ohne ihr aber eine andere physiologische Bedeutung zuschreiben zu müssen als der stetigen Production von Säure bei den übrigen Gewächsen [1]). Wenigstens so lange nicht weitere Erfahrungen auf einen solchen Unterschied hinweisen.

---

1) Ueber diese Bedeutung vergleiche man meinen Aufsatz über den Antheil der Pflanzensäuren an der Turgorkraft wachsender Pflanzentheile, *Opera II.* S. 107.

Die in der vorliegenden Abhandlung beschriebenen Versuche wurden im Sommer 1881 im Pflanzenphysiologischen Laboratorium der Universität Amsterdam ausgeführt.

Die Abhandlung umfasst die folgenden Abschnitte:

(Verslagen en Mededeelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen, Afd. Natuurkunde, 3de Reeks, Dl. I. 1884, S. 58.)

UEBER DIE PERIODISCHE SÄUREBILDUNG DER FETTPFLANZEN.

Seit langer Zeit ist es bekannt, dass manche fleischige Gewächse, vor Allem die *Crassulaceen*, sich vor anderen Pflanzen durch einen eigenthümlichen periodischen Wechsel in dem Säuregehalte ihrer Zellsäfte auszeichnen 1). Jeden Morgen ist ihr Gewebe stark sauer, um gegen Abend nur noch eine geringe Spur freier Säure zurückzubehalten. Obgleich also in jeder Nacht oft ganz bedeutende Mengen Säure producirt werden, führt dieses doch nie zu einer grösseren Ansammlung, und nur derjenige kleine Theil, der durch Basen neutralisirt wird, bleibt auf die Dauer im Zellsafte zurück.

Um eine bestimmte Vorstellung von der oft ansehnlichen Menge Säure zu geben, welche allmählich von diesen Pflanzen gebildet wird, theile ich zunächst einige Zahlen mit. Sie wurden in der Art gewonnen, dass von zwei möglichst vergleichbaren Objecten, z. B. Längshälften desselben Blattes, den beiden Blättern eines Paares, oder bei spiraligem Blattstand und geringerer Blattgrösse vorsichtig ausgewählten möglichst gleichartigen Blättern resp. Gruppen von Blättern, welche während der vorhergehenden Tage möglichst gleichen Bedingungen ausgesetzt gewesen waren, das eine am Abend, das andere am nächsten Morgen analysirt wurde. Letzteres war dann während der ganzen Versuchszeit, also von dem Augenblicke ab, wo das andere analysirt wurde, in einem Dunkelschrank aufbewahrt. Vor Anfang des Versuchs waren die Organe gleichzeitig gewogen; die Analyse bestand darin, dass sie zunächst in weiten Reagensröhren im Wasserbad von 100° C. getödtet, darauf im Mörser zu Brei zerrieben und in diesem Zustande mit Zehntel-normaler Kalilauge titrirt wurden. Dieses Verfahren ist aus vielen Gründen dem Auspressen des Saftes, oder gar dem Extrahiren aller löslichen Bestandtheile weit vorzuziehen; es liefert, wie ich mich überzeugt habe, bei Fettpflanzen so genaue Resultate, wie sie die acidimetrische Ausmessung der betreffenden Säfte an sich zu erlangen gestattet. Die in Kubikcen-

1) Vergl. die Litteratur in Pfeffer's Pflanzenphysiologie. I. S. 199 und in meiner bald erscheinenden ausführlichen Abhandlung.

timetern der Titrirflüssigkeit ausgedrückte Säuremenge wurde dann für jedes Blatt auf 10 Grm. lebensfrischer Blattsubstanz umgerechnet, und durch Subtraction des am Abend gefundenen Werthes von der am folgenden Morgen mit dem anderen Blatte desselben Versuchspaares erhaltenen Grösse, die Zunahme des Säuregehaltes pro 10 Grm. Blattsubstanz während der Nacht bestimmt. Die Säure der *Crassulaceen* ist, so viel ich jetzt urtheilen kann, vorwiegend Aepfelsäure, und wenigstens für die Berechnung der Zahlen ist es völlig erlaubt, sie als solche zu betrachten. Ich habe deshalb aus der erforderlichen Anzahl Kubikcentimeter Kalilauge die producirte Menge in Milligrammen berechnet. Es geschieht dies bekanntlich durch Multipliciren jener Zahl mit der Aequivalentzahl (67) der Aepfelsäure, nebst Division durch 10, da jeder Kubikcentimeter einer zehntelnormalen Kalilauge 6,7 Milligramm dieser Säure anweist. Die Zahlen sind stets auf 10 Grm. Blattsubstanz berechnet, da ein mittleres Blatt, z. B. von *Rochea falcata*, etwa 10 Grm. wiegt. Für diese Art geben sie also nahezu die Production pro Blatt an. Die Blätter von *Echeveria metallica* sind viel grösser, die der meisten anderen Arten kleiner.

Nach derselben Methode sind auch die später mitzutheilenden Versuche ausgeführt und berechnet.

Ich fand nun für die Production von Säure während Einer Nacht pro 10 Grm. Blattsubstanz in ausgewachsenen kräftigen Blättern z. B. folgende Zahlen:

Echeveria metallica	55	Milligrm.
Rochea falcata	44	„
Sempervivum chlorochrysum .	40	„
Sempervivum glutinosum . .	18	„
Echeveria glauca	17	„
Bryophyllum calycinum . . .	16	„
Hoya carnosa	21	„
Opuntia monacantha	19	„
Stapelia deflexa.	9	„

Diese Zahlen sind sehr hohe, wie sich am klarsten daraus ergibt, dass in 100 Nächten (etwa 3¹/₃ Monat) 100 Grm. jener Pflanzen dieselben Anzahlen in Grammen produciren würden. Es geht hieraus gleichzeitig deutlich hervor, dass das Verschwinden der Säuren am Tage vorwiegend auf einer thatsächlichen Zersetzung, und nur zu einem äusserst kleinen Bruchtheil auf einer Neutralisation durch Basen beruht. Denn wäre solches nicht der Fall, so

würden die Säfte dieser Pflanzen am Ende eines Sommers wenigstens 9—55 Proc. Säure enthalten müssen, während ihr ganzer Trockengehalt wohl kaum je 5 Proc. erreicht, wovon dazu nur ein verhältnissmässig kleiner Theil auf die Salze der organischen Säuren kommt.

Diese Periodicität beobachtete ich schon in jungen, noch kaum halbwegs erwachsenen Blättern; sie erreicht ihre volle Intensität aber in den ausgewachsenen Organen und bleibt diesen, wenn auch an Stärke stetig abnehmend, bis zu ihrem Tode bei.

Bis jetzt hat man das Verschwinden der Säure am Tage stets in den Vordergrund gestellt, und es als eine Wirkung des Lichtes aufgefasst; die nächtliche Production hat merkwürdiger Weise die Aufmerksamkeit noch nicht auf sich gezogen. Und doch bildet gerade diese den merkwürdigsten Theil der ganzen complicirten Erscheinung.

Nach meinen Versuchen kommt die Periodicität wenigstens durch das Zusammenwirken dreier Einzelerscheinungen zu Stande. Unter diesen ist die erste eine stetige, nicht durch äussere Einflüsse bedingte, und wie es scheint, allen Pflanzen gemeinsame Zersetzung der Säure. Diese geht sowohl in der Nacht, neben der Säurebildung, als auch in constanter Finsterniss unausgesetzt, wenn auch langsam, vor sich. Die zweite ist die Beschleunigung dieser Zersetzung durch das Licht. Diesem gegenüber steht endlich die nächtliche Säureproduction, eine höchst eigenthümliche, nur den Fettpflanzen eigene Erscheinung. Sie wird vom Lichte, das die Blätter während des Tages trifft, hervorgerufen, und findet dennoch nur in der Nacht statt. Ist einer Nacht keine Beleuchtung am Tage vorausgegangen, so unterbleibt die Säurebildung. Eine innere, von äusseren Einflüssen unabhängige Periodicität besitzt diese Erscheinung nicht.

Indem wir jetzt zur näheren Erläuterung und Begründung dieser Sätze übergehen, fangen wir mit der Zersetzung der Säuren an, um nachher die nächtliche Production getrennt zu behandeln.

Ueber das Verhalten der Fettpflanzen in constanter Finsterniss entscheidet folgender Versuch, den ich als den Grundversuch bezeichnen möchte, da sich aus ihm fast alle übrigen Versuche ableiten lassen. Eine Pflanze von *Rochea falcata* wurde nach einem klaren Tage Abends 4 Uhr in einen Dunkelschrank gebracht, und

blieb hier während mehrerer Tage. Vom Anfange der Verdunkelung an wurde für jede Nacht und jeden Tag die Veränderung im Säuregehalte bestimmt; jede Bestimmung forderte Ein Paar Blätter. Ich fand Folgendes pro 10 Grm. Blattsubstanz:

In der ersten Nacht	44	Milligr.	producirt
Am folgenden Tage	9	—	verloren
In der zweiten Nacht	7	—	—
Am zweiten Tage	2	—	—
In der dritten Nacht	4	—	—

Es wurde also während der ersten Nacht eine bedeutende Menge Säure gebildet, aber diese Production war nur auf jene Nacht beschränkt, dann fing ein Verlust von Säure an, welcher mit abnehmender Intensität bis zum Ende des Versuches fortdauerte.

In einem ähnlichen Versuche mit *Echeveria metallica* dauerte der Aufenthalt im Dunkeln 18 Tage; es wurde pro 10 Grm. und pro 24 Stunden folgende Menge Säure verloren:

Vom	2.	bis zum	4.	Tage	12	Milligr.
„	4.	„ „	6.	„	2	„
„	6.	„ „	11.	„	1	„
„	11.	„ „	18.	„	2	„

Es findet also auch bei so langer Versuchsdauer fortwährend ein Verlust an Säure statt, wenn dieser auch später bei Weitem nicht mehr so bedeutend ist als am Anfang. Auch bei wochenlangem Aufenthalt im Dunkeln verschwand der letzte Rest Säure in meinen Versuchen nie vollständig.

Die Wichtigkeit dieser Thatsache veranlasst mich, noch einige weitere Versuchsergebnisse als Beleg mitzutheilen. Es wurde die Veränderung im Säuregehalte bestimmt, welche die Versuchsobjecte bei sechstägigem Aufenthalt im Dunkelschrank bei 17° C. erlitten, nachdem sie vorher von der Pflanze abgebrochen waren. Selbstverständlich ist die erste Nacht jenes Aufenthaltes vom Versuch ausgeschlossen. Es verloren die Objecte pro 10 Gramm:

Echeveria metallica	23	Milligr.
Bryophyllum calycinum	6	„
Crassula arborescens	8	„
Opuntia coccinellifera	4	„

Also stets Verlust, nie Gewinn von Säure.

Diese vom Licht unabhängige, stetige Abnahme der sauren

Reaction ist keineswegs auf die Fettpflanzen beschränkt. Sie ist aber nur dann leicht und mit voller Sicherheit nachzuweisen, wenn der Säuregehalt ein bedeutender ist; bei den meisten Pflanzen mit schwach sauer reagirendem Zellsafte entzieht sie sich der Beobachtung. In den an Oxalsäure reichen Blattstielen von *Begonia ricinifolia* und *Rheum officinale* betrug sie z. B. bei viertägigem Aufenthalt der abgeschnittenen und von der Spreite getrennten Stücke im Dunkelschrank pro 10 Grm. Substanz 13 resp. 8,5 Milligr. Oxalsäure (Aequivalentzahl 45). Es ist zu beachten, dass dieses Verschwinden von Säure in abgeschnittenen Theilen nicht dieselbe Erscheinung ist, wie die Abnahme der sauren Reaction in nicht von der Pflanze getrennten Organen mit zunehmendem Alter, wie sie häufig beobachtet wird. Denn erstere beruht auf Zersetzung von Säure, letztere aber wenigstens zum Theil auch auf deren Neutralisation durch die Basen der aus dem Boden aufgenommenen Salze.

Die Temperatur übt auf das Verschwinden der Säure in abgeschnittenen Organen im Dunkeln einen sehr wesentlichen Einfluss aus, sowohl bei den Fettpflanzen als auch bei dünnblättrigen Gewächsen. Manche von den letzteren, bei denen ich dieses Verschwinden bei gewöhnlicher Temperatur in mehreren Tagen nicht mit Sicherheit beobachten konnte, liessen es bei 35—40° C. bereits in 24 Stunden erkennen. Eine Vorstellung von diesem Einfluse geben folgende Zahlen, welche mit Blättern von *Echeveria metallica* gewonnen wurden; die Blätter waren 6 Tage vor Anfang des Versuchs ins Dunkle gebracht, der Säureverlust bei gewöhlicher Temperatur also bereits sehr langsam geworden. Es verloren nun die Blätter pro 10 Grm. z. B.

bei 41° C. in 20 Stunden 17 Milligr. Säure
„ 17° C. „ 5 Tagen 13 „ „

oder auf 24 Stunden berechnet:

bei 41° C. 20,4 Milligr.
„ 17° C. 2,6 „

Askenasy's bekannte Versuche haben gelehrt, dass die Blätter der *Crassulaceen* an Sommertagen nicht selten von den Sonnenstrahlen auf 40—45° C. und mehr erwärmt werden. Sie fühlen sich sehr warm an. Auf ihren natürlichen sonnigen Standorten würde also eine solche Erwärmung während weniger Tage genügen, um den ganzen Säuregehalt auf ein Minimum herabzudrücken. Und hätten sie das Vermögen, am Tage bedeutende Mengen

Säure neu zu bilden, so würde ihnen dieses offenbar nichts nützen, da auch diese Säure sofort zersetzt werden würde.

Nur eine ausgiebige Production während der Nacht ist also bei diesen Pflanzen im Stande, wenigstens periodisch, eine bedeutende Anhäufung von Säure herbeizuführen. Die Periodicität in dieser Function darf somit als eine den biologischen Verhältnissen genau angepasste Erscheinung betrachtet werden.

Dass das Licht einen beschleunigenden Einfluss auf die Zersetzung der Säuren bei den Fettpflanzen haben muss, geht schon aus unserem Grundversuch hervor. Denn in zwei Tagen wurde in constanter Finsterniss nur die Hälfte von dem verloren, was in einer Nacht producirt war, was also am Licht auch in einem Tage verschwinden könnte. Denn unter normalen Vegetationsbedingungen geht ja an jedem Tage nahezu der ganze in der vorhergehenden Nacht gebildete Vorrath von Säure verloren. Weitere Versuche haben dieses bestätigt, und gelehrt, dass bereits sehr schwaches diffuses Licht die Zersetzung sehr wesentlich beschleunigt. Im directen Sonnenlichte ist sie aber noch rascher und ausgiebiger als im diffusen Lichte, was aber, wenigstens zum Theil, der Erwärmung zugeschrieben werden muss.

Um den Einfluss eines sehr schwachen diffusen Lichtes zu prüfen, wählte ich Versuchsobjecte, welche am vorigen Tag genügend beleuchtet, die Nacht über aber im Dunkelschrank aufbewahrt waren. Von zwei vergleichbaren Blättern wurde jetzt das eine den ganzen Tag im Dunkelschrank gelassen, während das andere, hinter einem Nordfenster einem so schwachen diffusen Himmelslichte ausgesetzt wurde, dass dieses wohl nicht zu einer irgendwie ausgiebigen Thätigkeit der Chlorophyllkörner genügte. Am Abend wurden beide Vergleichsobjecte gleichzeitig analysirt; die am Fenster aufbewahrten waren merklich ärmer an Säure als die fortwährend verdunkelten, und da ihr anfänglicher Säuregehalt als gleich angenommen werden durfte, gab die jetzige Differenz an, wie viel mehr Säure an einem Tage im diffusen Lichte als im Dunkeln zersetzt würde. Dieser Ueberschuss betrug pro 10 Grm. Blattsubstanz bei

Echeveria metallica .	31	Milligr.
Echeveria glauca .	16	„
Rochea falcata . .	27	„

Vergleicht man diese Zahlen mit den S. 453 mitgetheilten, so sieht

man, dass so schwaches Licht bereits eine sehr starke Zersetzung hervorruft.

Ferner habe ich den Einfluss farbigen Lichtes auf diesen Process studirt, indem ich Vergleichsobjecte theils hinter blauem Kobaltglase, theils hinter rothem Rubinglase dem Lichte aussetzte. Obgleich ich diesen Versuch mit sieben verschiedenen, und darunter sehr empfindlichen Arten, wie *Rochea falaata* und *Echeveria metallica* anstellte, gelang es mir nicht, eine Verschiedenheit in der Grösse des Säureverlustes hinter jenen beiden Gläsern, welche bekanntlich das Spectrum ziemlich genau in zwei Hälften spalten, zu constatiren. Der Versuch dauerte den Tag bis zum Abend; die Objecte waren in hölzernen Kästen, deren obere Wand von der betreffenden Glasplatte ersetzt war, im Freien exponirt, und empfingen bis zum Mittag die directen Sonnenstrahlen; nach 12 Uhr schien die Sonne fast nicht mehr. Die mit den beiden erwähnten Arten erhaltenen Resultate gaben für den Verlust an Säure pro 10 Grm. Blattsubstanz:

	im rothen Lichte	im blauen Lichte
Echeveria metallica	22 Milligr.	21 Milligr.
Rochea falcata	12,5 „	13,5 „

Die absolute Grösse der Zersetzung war in diesem Versuch ziemlich klein; dies rührt aber daher, dass der Säuregehalt der Blätter am Anfang des Versuches bereits ein geringer war. Wenn nun auch dieser Versuch die Existenz geringer Verschiedenheiten in der Wirkung der Lichtstrahlen verschiedener Brechbarkeit auf die Zersetzung der Säuren nicht ausschliesst, so beweist er doch wenigstens das Eine, dass ein so bedeutender Unterschied, wie z. B. bei der Assimilation der Kohlensäure in den Chlorophyllkörnern, bei der Zersetzung der organischen Säuren nicht obwaltet.

Wir kommen jetzt zu der nächtlichen Production der Säure. Diese Erscheinung findet sich nur bei den Fettpflanzen. Zwar können alle Gewächse während der Nacht und im Dunkeln Säure bilden, und thun sie dieses allgemein so lange sie wachsen, ob aber auch im ausgewachsenen Zustande bei ihnen eine ausgiebige, die Zersetzung und Neutralisation überwiegende Production stattfindet, wurde bis jetzt noch nicht nachgewiesen. Nach meinen Versuchen ist eine solche Erscheinung jedenfalls nicht weit verbreitet, denn der Zellsaft der meisten Pflanzen ist nur schwach sauer. Und eine auf die Nacht beschränkte, periodi-

sche Säurebildung habe ich überhaupt nur bei Fettpflanzen gefunden. Zahlreiche, zum Theil durch grossen Säuregehalt ausgezeichnete Gewächse habe ich nach hellen Tagen auf die Veränderung ihrer Acidität während der Nacht untersucht, aber ich fand in den abgeschnittenen Organen entweder keine sicher nachweisbare Veränderung des Säuregehaltes, oder einen Verlust. *Begonia ricinifolia*, *Rheum officinale*, *Vitis vinifera* (unreife Beeren) und *Portulaca oleracea* mögen als Beispiele genannt werden.

Die Production von Säure nach vorausgegangener Beleuchtung dauert merkwürdiger Weise gerade eine Nacht; bleibt die Pflanze den nächsten Tag im Finstern, so verliert sie dann an Säure, wie u. a. unser Grundversuch lehrte. Andererseits erstreckt sie sich über die ganze Nacht, denn als ich ihre Grösse zwischen 4 und 9½ Uhr Abends, und zwischen dieser Stunde und dem nächsten Morgen getrennt bestimmte, fand ich sie bei *Echeveria metallica* nahezu gleichmässig über diese beiden Abschnitte der Nacht vertheilt. Sie betrug im ersten Drittel der Nacht pro 10 Grm. in der Stunde 2,5 Milligr. Säure, in den beiden folgenden Dritteln dagegen 3,3 Milligr. pro Stunde. Bei anderen Arten fand ich sie gleichfalls über beide Theile der Nacht vertheilt, wenn auch nicht so gleichmässig.

Aber was in der ganzen Erscheinung am meisten unerwartet ist, ist ohne Zweifel der Umstand, dass die nächtliche Säurebildung durch das Licht verursacht wird. Doch wird dieses schon durch die Thatsache, dass in constanter Finsterniss kein Gewinn, sondern nur Verlust von Säure beobachtet wird, über allen Zweifel erhoben. Dass die Erwärmung durch die Sonnenstrahlen hier nicht als Reiz wirkt, geht einerseits daraus hervor, dass diffuses Tageslicht völlig genügt, um ein normales Quantum Säure in der folgenden Nacht entstehen zu lassen, andererseits daraus, dass ein Aufenthalt während des Tages in einem dunkeln aber auf 44-45° C. erwärmten Raume keine Säurebildung in der folgenden Nacht (bei 17° C.) zur Folge hatte. Auch ist es nicht die Assimilation der Kohlensäure, welche am Tage das zur Säurebildung erforderliche Material anzuhäufen hat. Denn eine Beleuchtung im kohlensäurefreien Raume, über Kalilauge, oder eine Exposition hinter blauem Kobaltglas rufen beide die Erscheinung ebenso vollständig hervor, wie eine völlig freie Exposition. Auch sind die Blätter der *Crassulaceen* gewöhnlich so reich an Zucker und anderen Nährstoffen, dass schon aus diesem Grunde des Fehlen der

Säurebildung in dauernder Finsterniss nicht einem Mangel an Material zugeschrieben werden kann.

Das Licht übt diese Wirkung schon dann aus, wenn es ein sehr schwaches ist, wie es z. B. hinter einem Nordfenster exponirte Blätter trifft. Dagegen reicht eine kurz dauernde Beleuchtung nicht aus; Blätter, welche an einem Tage nur eine Stunde lang dem diffusen Tageslichte ausgesetzt, sonst aber im Dunkeln gehalten wurden, bildeten in der folgenden Nacht nicht mehr Säure, als sie in derselben Zeit verloren; ihre Acidität änderte sich in jener Nacht fast nicht. Nach dreistündiger Beleuchtung bildeten andere Blätter in der Nacht schon merkliche Mengen Säure, z. B. *Echeveria metallica* 12 Milligr., *Rochea falcata* 13 Milligr., beide auf 10 Grm. Blattsubstanz berechnet. Nach normaler Beleuchtung während des ganzen Tages beträgt aber die Production für diese Arten, wie bereits mitgetheilt, in einer Nacht 55 resp. 44 Milligr., also viel mehr wie nach dreistündiger Exposition. Es dürfte also nicht viel weniger als eines ganzen Tages bedürfen, um das Maximum der Activität in der Nacht zu erreichen.

Die Zunahme der Acidität während der Nacht, wie sie in den Versuchen sich darbietet, ist thatsächlich nur der Ueberschuss der Production über die gleichzeitig stattfindende Zersetzung. Denn die vom Lichte unabhängige Vernichtung von Säuren schreitet auch während der Nacht stetig fort. Allerdings lässt sie sich dann nicht direct beobachten; nur auf einem Umwege gelingt es, sich von ihrer Existenz zu überzeugen. Wir knüpfen dazu an die oben mitgetheilten Erfahrungen über den Einfluss der Temperatur auf die Zersetzung von Säuren an.

Falls der Zersetzungsprocess während der Nacht fortschreitet, wird er durch Erhöhung der Temperatur ganz bedeutend gesteigert werden müssen, und dieses gilt nicht in gleichem Maasse von der Production, deren erreichbares Maximum wohl vorwiegend von der Menge des empfangenen Lichtes und von der Empfindlichkeit des Organes abhängen wird. Wir dürfen also erwarten, dass die Richtigkeit unserer Voraussetzung sich dadurch wird erweisen lassen, dass die Zersetzung durch Erhöhung der Temperatur gleich gross oder sogar grösser gemacht werden kann als die Production. Die Erfahrung hat dieses bestätigt, wie die folgenden Zahlen lehren, welche die nächtliche Säurebildung in vergleichbaren Blättern von *Rochea falcata*, nach gleicher Tagesbeleuchtung, aber bei verschiedener Temperatur während der Nacht angeben.

Im warmen Kasten bei 45° C. 0,0 Milligr.
Im Dunkelschrank bei 17° C. 52 Milligr.

In einem anderen Versuche mit derselben Art fand während der Nacht statt einer Production sogar ein geringer Verlust an Säure in dem warmen Kasten statt. Versuche, in denen die Veränderung der Acidität in den ersten und in den folgenden Stunden einer Nacht, während des Aufenthaltes bei 40-45° C. getrennt bestimmt wurde, ergaben, dass bei dieser Temperatur, nach vorausgegangener kräftiger Beleuchtung, Zersetzung und Production gleichen Schritt halten können; es fand weder im Anfang der Nacht, noch später, eine Anhäufung von Säure statt. Es wird also auch nicht, wie man vielleicht erwarten könnte, die Production von Säure durch die erhöhte Wärme derart beschleunigt, dass sie schon in den ersten Stunden zu Ende geführt würde.

Anhang.

Ueber die Beziehung der organischen Säure zu der Sauerstoffausscheidung am Lichte.

Ueber die Bedeutung der Pflanzensäuren wurde bekanntlich von Liebig die Ansicht vertreten, dass sie bei der Assimilation der Kohlensäure als Zwischenglieder zwischen dieser und den sauerstoffärmeren Producten, namentlich den Kohlehydraten, entstünden. Der Reductionsprocess sollte nach seiner Meinung stufenweise vorschreiten, von der Kohlensäure zunächst zur Oxalsäure, und so ferner durch die Aepfelsäure und andere Säuren zu denjenigen Stoffen, welche Wasserstoff und Sauerstoff im Verhältniss wie Wasser, oder noch weniger Sauerstoff enthalten. Unter den vielen Argumenten für diese Behauptung führt Liebig auch das periodische Verschwinden der Säuren aus den Blättern der *Crassulaceen* unter dem Einfluss des Lichtes an [1]).

Die in der vorliegenden Mittheilung angeführten Versuche zeigen nun, dass das Verschwinden der Säuren eine Erscheinung ganz anderer Art ist, wie die Assimilation der Kohlensäure in grünen Pflanzentheilen, und weder mit dieser identificirt, noch auch als ein Theil jenes Processes betrachtet werden darf. Die Wichtigkeit dieser Folgerung veranlasst mich, zum Schlusse die einschlägigen Beobachtungen kurz zusammenzustellen.

1) Liebig, Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie. 8. Aufl. I. S. 30.

Entscheidend ist die Thatsache, dass das Verschwinden der Säuren auch im Dunkeln stattfindet. Hier kann weder die assimilirende Thätigkeit der Chlorophyllkörper als die Ursache des Verschwindens, noch überhaupt eine Abspaltung von Sauerstoff 1) als eine die Zersetzung nothwendig begleitende Erscheinung angenommen werden. Und dieses gilt nicht nur von den *Crassulaceen*, sondern überhaupt von allen Pflanzen, bei denen es bis jetzt gelang, ein Verschwinden der organischen Säuren nachzuweisen. Auch spricht die Art und Weise, wie das Licht den Vorgang der Zersetzung beschleunigt, offenbar gegen eine Wirkung durch Vermittelung des Chlorophylls. Denn einerseits reicht eine so schwache Lichtintensität, wie sie wohl kaum eine irgendwie ausgiebige Assimilation veranlasst, aus, um die Zersetzung der Säuren ganz wesentlich zu beschleunigen, und andererseits sind die Strahlen der rothen Hälfte des Spectrums in dieser Richtung nicht merklich wirksamer als die der blauen Hälfte.

Alle diese Thatsachen zeigen, dass die Zersetzung der Säuren bei den Fettpflanzen von der assimilirenden Thätigkeit der Chlorophyllkörner völlig unabhängig, und keineswegs nothwendig von einer Saurestoffausscheidung begleitet ist.

Es bleibt also keine andere Annahme übrig als die, dass die Zersetzung der Säuren auf einem Oxydationsprocesse, unter Bildung von Kohlensäure und Wasser beruhe. Diese Annahme ist, wie ich bereits vor acht Jahren hervorhob 2), im Stande, alle einschlägigen Erscheinungen in höchst einfacher Weise zu erklären, und hat, wie mir scheint, eine grosse innere Wahrscheinlichkeit. Bei ihrer Beurtheilung ist auch die Thatsache zu berücksichtigen, dass Aepfelsäure und Citronensäure, ebenso wie Oxalsäure und Weinsäure in chemisch reinen Lösungen im Sonnenlichte zersetzt werden, und dass dabei Kohlensäure entweicht. Ich beobachtete dieses mit den genannten Säuren im freien Zustande, am schönsten aber in Lösungen, welche ausserdem ein Eisenoxydsalz, sei es auch nur in Spuren, enthielten.

---

1) So lange nur im Sonnenlichte das Verschwinden der organischen Säuren beobachtet war, musste man noch eine weitere Möglichkeit beachten, dass nämlich der Sauerstoff direct durch das Licht aus den Säuren, ohne Mitwirkung des Chlorophyllapparates, abgespalten würde. Vergl. hierüber Detmer in Pringsheim's Jahrbüchern Bd. XII. S. 242 und 248 und Detmer's Pflanzenphysiologie, sowie Pfeffer's Pflanzenphysiologie. I. S. 199 u. 376, wo auch die Litteratur nachzusehen ist. Der Nachweis, dass die Zersetzung auch im Dunkeln vor sich geht, macht diese Annahme überflüssig.

2) *Opera* IV, S. 240 und 247.

Namentlich die bekannte Beobachtung Saussure's, dass Fettpflanzen (*Opuntia*) während der Nacht eine gewisse Menge Sauerstoff in gebundenem Zustande in sich anhäufen, um diese am nächsten Tage im Sonnenlichte als solchen wieder auszuscheiden, und dadurch das Volumen der umgebenden Luft in der Nacht zu vermindern, am Tage aber wieder zu vergrössern, lässt sich nach jener Annahme in sehr einfacher Weise erklären. Denn wenn die organischen Säuren sich im Lichte in Kohlensäure verwandeln, so kann diese vom Chlorophyll aufgefangen und zerlegt werden, und der Pflanzentheil scheidet Sauerstoff statt Kohlensäure ab. Die Richtigkeit dieser Erklärung aber geht aus jenem Versuche Saussure's hervor, in welchem es ihm gelang, wenigstens einen Theil des an der Sonne ausgeschiedenen Gases in der Form von Kohlensäure aufzufangen [1]).

Nach der erwähnten Auffassung trägt also die Zersetzung der Säuren bei den *Crassulaceen* im Lichte wohl zu der Bildung von Kohlehydraten und zur Ausscheidung von Sauerstoff bei, aber in ganz anderer Weise als Liebig meinte.

Die ausführliche Beschreibung der hier mitgetheilten Versuche ist bereits unter dem Titel „Ueber die Periodicität im Säuregehalt der Fettpflanzen" in der *Opera* IV (S. 396) abgedruckt worden.

---

1) Th. de Saussure, Recherches chimiques sur la végétation. 1804. S. 60—92.

Amsterdam, April 1884.

(Botanische Zeitung 1884, Jrg. 42, p. 337.)

OVER EENE METHODE OM IN PLANTENSAPPEN GEBONDEN ZUREN TE BEPALEN.

Bij de analysen van plantensappen pleegt men het gehalte aan organische zuren uit twee bepalingen af te leiden. Door de eerste wordt de aciditeit van het sap gemeten, d. i. de hoeveelheid $^1/_{10}$-normaal alcali afgelezen, die noodig is om een gegeven volumen sap te neutraliseeren. Als indicator dient daarbij òf lakmoes, òf curcuma-papier; de eerste geeft in vele gevallen een voldoende scherpe eind-reactie; waar dit niet het geval is, kan men het gewenschte doel het best met curcuma-papier bereiken. De tweede bepaling geldt de zouten der organische zuren, en is niet anders dan eene koolzuurbepaling in de asch van het sap; de organisch-zure zouten toch worden bij het verbranden tot asch in koolzure zouten veranderd 1). Deze methode is slechts dan bruikbaar, wanneer de plantensappen geen salpeter bevatten, daar deze bij het verbranden met de organische stoffen kali vormt 2).

Bij het titreeren van het „vrije zuur", d. i. de zure reactie of aciditeit van verschillende plantensappen is de geringe scherpte der eind-reactie uiterst hinderlijk. Dit is, gelijk reeds gezegd werd, bij het gebruik van lakmoes als indicator dikwerf het geval; gebruikt men phenolphtaleïne, zoo is het meestal in het geheel niet mogelijk te bepalen, wanneer de kleursverandering plaats grijpt, tenzij men, zooals Kraus doet, aan zeer kleine hoeveelheden sap betrekkelijk groote hoeveelheden phenolphtaleïne toevoegt 3). Doet men dit niet, dan is de overgang meestal een zeer langzame.

De oorzaak van deze onscherpte der eind-reactie kan in verschillende plantensappen eene verschillende zijn. Zoo zal b.v. de aanwezigheid van looizuur bij het titreeren steeds hinderlijk zijn. Doch ook waar geen looistoffen voorhanden zijn, is het verschijnsel hetzelfde. In vele plantensappen komen verder organische

---

1) Vergelijk over deze methode: A. Famintzin, Untersuchungen über das Reifen der Trauben, en een referaat hierover in de Bot. Zeitung 1860, p. 234.

2) Over salpeter-bepalingen in planten zie Molisch, Ueber den microchemischen Nachweis von Nitraten und Nitriten in der Pflanze in Berichte der deutsch. Bot. Ges. 1883, p. 150.

3) G. Kraus. Ueber die Wasservertheilung in der Pflanze I—IV, in de Abhandl. d. naturf. Ges. Halle Bd. XV—XVI.

bases, zooals asparagine, glutamine en andere voor, en waar deze met organische zuren verbonden zijn, kunnen zij wellicht door de titreervloeistof partieel in vrijheid gesteld worden; dit zou natuurlijk de eind-reactie bij het titreeren van het „vrije zuur" onscherp doen worden, en daarenboven zoude, wat voor de volledigheid van het resultaat in hooge mate schadelijk zou zijn, tenminste een deel der zóó gebonden zuren aan de analyse ontsnappen.

Nadat ik gedurende langen tijd naar eene methode gezocht had, om het genoemde bezwaar uit den weg te ruimen, had ik eindelijk het geluk een middel te vinden, dat mij in staat stelde tenminste dat gedeelte der organische zuren, dat niet aan vaste bases gebonden was, gezamenlijk met groote nauwkeurigheid te bepalen, en zoodoende, met behulp der asch-analyse, tot eene veel juistere kennis van de geheele hoeveelheid der in een plantensap aanwezige organische zuren te geraken, dan tot nu toe mogelijk was. Dit middel was de toepassing van eene methode, die Menschutkin uitgedacht had, om sommige organische bases in hare verbindingen te titreeren 1), op de bepaling der zuren in de plantensappen. Voor een juist begrip van deze laatste bepaling is het dus noodig de bedoelde methode van den genoemden scheikundige in korte trekken te schetsen.

Menschutkin ging uit van de waarneming, dat aniline niet op phenolphtaleïne reageert, en dat men dus in de zouten van deze basis, met de gewone titreervloeistoffen, het gehalte aan zuur, en dus ook dat aan aniline bepalen kan. Het bleek hem daarbij, dat door kali, natron en baryt de aniline volkomen uit hare zouten verdrongen wordt, zoodat de eind-reactie eerst optreedt, wanneer het zuur geheel door een der genoemde vaste bases verzadigd is. Zelfs wanneer in de vloeistof een groote overmaat van aniline aanwezig is, blijft het resultaat hetzelfde.

Dezelfde uitkomst verkreeg hij met triaethylamine, en zelfs met ammoniak, wanneer hij aan de vloeistof een overmaat van alcohol toevoegde. In waterige oplossing kleuren beide bases het phenolphtaleïne rood; deze verbinding wordt echter door alcohol ontleed. Kali, natron en baryt kleuren den indicator echter ook in de alcoholische oplossing. Voegt men dus aan de waterige oplossing van een neutraal zout van een der beide genoemde vluchtige

---

1) N. Menschutkin: Ueber die gegenseitige Verdrängung der Basen in den Lösungen ihrer neutralen Salze, in de Berichte der deutschen chemischen Gesellschaft, XVI, 1883, p. 315—324. Zie ook Comptes rendus 29 Jan. et 5 Févr. 1883.

bases een 2—4 voudig volumen sterken alcohol toe, zoo kan men nu, b.v. met $^1/_{10}$-normale kali-oplossing het zuur nauwkeurig neutraliseeren, en zoodoende het gehalte daaraan, en dus ook aan de basis, meten. De vluchtige bases blijven onwerkzaam op den indicator, ook als zij in groote overmaat aanwezig zijn, zoo men slechts zorgt, dat door het toevloeien der titreervloeistof het gehalte aan alcohol niet te klein wordt. Want bij aanwezigheid van onvoldoende hoeveelheden alcohol vindt natuurlijk slechts een gedeeltelijk verdringen der vluchtige bases uit hare zouten plaats.

Dat echter in een sterk met alcohol vermengde oplossing de ontleding een volkomene is, blijkt uit een reeks van proeven, die uitsluitend genomen zijn, om dit punt te onderzoeken, en wier uitkomsten in verschillende tabellen zijn medegedeeld.

Andere organische bases worden in alcoholische oplossing niet zoo volledig door de vaste alcaliën uit hare zouten vrijgemaakt, zoo werden b.v. van methylamine slechts 94.4 pct., van aethylamine slechts 90.4 pct. verdrongen.

Het lag nu voor de hand te vermoeden, dat ook de organische bases in de plantensappen, bij het gebruik van een overmaat van alcohol, door kaliloog uit hare zouten bevrijd kunnen worden, en dat zij dan tevens op phenolphtaleïne onwerkzaam zouden zijn. De proeven, die ik in het werk gesteld heb, om dit vermoeden te toetsen, leidden tot eene volkomen bevestiging daarvan, en tevens tot de ontdekking dat, tenminste in een aantal planten, een zeer belangrijke hoeveelheid dezer verbindingen van organische zuren met organische bases voorkomt.

De eind-reactie had bij mijn proeven eene voldoende scherpte. In 10 CC sap, die met een vier- of meervoudig volumen alcohol vermengd waren, gaven steeds 2—3 druppels der $^1/_{10}$-normale kaliloog een volkomen kleursverandering. De kleur ging daarbij van lichtgeel in rood over. Niet zelden was zelfs een enkele druppel daartoe voldoende.

Daar de natuur der organische bases in de meeste planten, en zoo ook in de door mij onderzochte gevallen, onbekend is, is het natuurlijk niet mogelijk te zeggen, of de ontleding harer verbindingen eene volledige dan wel eene partieele zal zijn, zoodat steeds de mogelijkheid open blijft, dat nog een gedeelte van het voorhanden zuur aan de analyse ontsnapt. Doch de gevonden cijfers zijn zoo aanzienlijk, dat het mij niet waarschijnlijk voorkomt, dat dit gedeelte van groot belang kan zijn. In elk geval komt

men volgens deze methode veel dichter bij de waarheid, dan bij de tot nu toe gevolgde.

Ammoniak-zouten worden bij deze analyse met de verbindingen der organische bases te zamen gerekend; hetgeen in zooverre een voordeel is, als beide bij het verbranden tot asch ontwijken, en dus door de asch-analyse niet bepaald worden. Trouwens, het schijnt dat ammoniakzouten in den regel in planten slechts in zeer geringe hoeveelheden voorkomen.

Ik laat thans eenige analysen volgen, die ik op de beschreven wijze met de sappen van verschillende, meestal jeugdige en krachtig groeiende plantendeelen genomen heb; in deze toch pleegt het gehalte aan organische bases het grootste te zijn. Van elk sap heb ik, nadat het door persen gewonnen, zoo noodig door verhitten in een gesloten ruimte van eiwit bevrijd, en eindelijk door filtreeren geklaard was, twee portien, elk van 5 CC, afgemeten. In de eene portie bepaalde ik op de gewone wijze, met curcuma-papier, de aciditeit; aan de andere portie voegde ik een tien- tot twintigvoudig volumen alcohol van 90 pct. toe, titreerde de vloeistof met $^1/_{10}$ normale kaliloog, onder gebruik van een paar druppels phenolphtaleïne als indicator.

Trekt men de uitkomsten dezer beide bepalingen van elkander af, zoo is het verschil het deel der zuren, dat aan organische bases en ammoniak gebonden was[1]).

I. *Helianthus tuberosus.* Van dertig stengels werd den 8sten September de groeiende top met een lengte van 10 c.M. afgesneden en ontbladerd. Nadat ook de eindknoppen waren verwijderd, woog het materiaal 80 gram. Het werd in een gesloten ruimte tot omstreeks 80 à 90° C. verhit, om het te dooden, en na bekoeling geperst; het leverde 50 gram sap, dat na filtratie helder en lichtbruin van kleur was.

5 CC hadden ter neutralisatie noodig:

a. in alcoholische oplossing 3.3 CC KHO.
b. „ waterige „ 0.45 „ „

Diff. 2.85 CC KHO.

1) Eenige der hier volgende analysen werden reeds gebruikt om het aandeel der door haar aangewezen plantenzuren aan de turgorkracht van het celvocht te bepalen. Zie *Opera II,* S. 274.

II. *Rheum hybridum.* Vier jonge bladstelen, lang 15—20 c.M., werden levend geperst en leverden 41 gram sap, dat rijk was aan zuringzuur. De bladschijven dezer stelen waren nog geheel tot een kluwen ineengeplooid. Het sap werd in een gesloten ruimte verwarmd, en na bekoelen gefiltreerd; het was geheel helder en rose van kleur.

5 CC hadden ter neutralisatie noodig:

a. in alcoholische	oplossing	12.7	CC KHO.
b. „ waterige	„	7.9	„ „
	Diff.	4.8	CC KHO.

III. *Impatiens Roylii.* Vijftig volwassen stengeltoppen, meest met bijna bloeiende inflorescentiën, werden in een gesloten ruimte door verwarmen gedood en na bekoelen geperst. Zij leverden 40 gram sap, dat roodbruin van kleur was.

5 CC hadden ter neutralisatie noodig:

a. in alcoholische	oplossing	2.6	CC KHO.
b. „ waterige	„	1.1	„ „
	Diff.	1.5	CC KHO.

IV. *Rheum officinale.* Drie volwassen bladstelen werden levend geperst, en leverden 26 gram aan zuringzuur rijk sap, dat bijna kleurloos was.

5 CC hadden ter neutralisatie noodig:

a. in alcoholische	oplossing	9.7	CC KHO.
b. „ waterige	„	8.2	„ „
	Diff.	1.5	CC KHO.

V. *Cucurbita Pepo.* Dertig jonge, krachtig groeiende stengeltoppen werden ontbladerd en met een lengte van 8—10 c.M. afgesneden, daarna in een gesloten flesch door verwarming gedood en na afkoeling geperst. Het sap was na filtratie helder.

5 CC hadden ter neutralisatie noodig:

a. in alcoholische	oplossing	3.0	CC KHO.
b. „ waterige	„	0.6	„ „
	Diff.	2.4	CC KHO.

VI. *Cynara Scolymus.* Zes jonge bladstelen van 15—25 c.M. lengte, wegende 75 gram, werden behandeld als sub V en leverden na filtratie een helder sap.

Hiervan hadden 5 CC noodig ter neutralisatie:

a. in alcoholische oplossing	2.9 CC KHO.
b. „ waterige „	0.7 „ „
	Diff.	2.2 CC KHO.

VII. *Tropaeolum majus.* Vijftig jonge stengeltoppen van 8—10 c.M. lengte, zonder bladeren of eindknoppen, werden, na door verwarming in een gesloten flesch gedood en afgekoeld te zijn, geperst en het sap helder gefiltreerd. 5 CC van dit sap hadden ter neutralisatie noodig:

a. in alcoholische oplossing	4.2 CC KHO.
b. „ waterige „	0.8 „ „
	Diff.	3.4 CC KHO.

VIII. *Beta vulgaris saccharifera.* Honderd jonge bladstelen, van 1—10 c.M. lengte, te zamen 45 gram wegende, werden als sub VII behandeld. Van het heldere sap hadden 5 CC noodig ter neutralisatie:

a. in alcoholische oplossing	6.2 CC KHO.
b. „ waterige „	1.0 „ „
	Diff.	5.2 CC KHO.

IX. *Pisum sativum.* Een half kilogram erwten werden gezaaid, en na drie weken werden alle kiemstengels met hunne jonge blaadjes vlak boven den grond afgesneden. Zij hadden een lengte van 2—5 c.M., en waren dus nog zeer jong. Zij wogen te zamen 70 gram en leverden, na op dezelfde wijze als de voorgaande soorten behandeld te zijn, een helder sap. 5 CC hiervan hadden noodig ter neutralisatie:

a. in alcoholische oplossing	6.2 CC KHO.
b. „ waterige „	0.2 „ „
	Diff.	6.0 CC KHO.

X. *Phaseolus multiflorus.* De zaden werden gezaaid en hadden na drie weken kiemstengels van 2—6 c.M. lengte ontwikkeld. Honderd stuks van deze laatste, van de blaadjes en den eindknop beroofd, werden gedood en geperst als boven beschreven werd. Van het heldere sap hadden 5 CC noodig ter neutralisatie:

a. in alcoholische oplossing 6.2 CC KHO.
b. „ waterige „ 0.9 „ „

Diff. 5.3 CC KHO.

Deze analysen leeren dus, dat in plantensappen een aanzienlijk deel van het organische zuur aan organische bases gebonden is. In jonge krachtig groeiende organen is dit deel in den regel eenige malen grooter dan het gehalte aan „vrij zuur," in sterk zure sappen (*Rheum* II) en in die van volwassen plantendeelen (*Impatiens* III en *Rheum* IV) daarentegen nagenoeg even groot of kleiner.

(Maandblad voor Natuurwetenschappen 1884, No. 9).

OVER DE SCHEIKUNDIGE SAMENSTELLING VAN ZETMEELKORRELS.

In de botanische literatuur vindt men algemeen de meening verspreid, dat de zetmeelkorrels uit een mengsel van twee koolhydraten bestaan, die met de namen van granulose en cellulose bestempeld worden. In scheikundige werken wordt daarentegen gewoonlijk het zetmeel als eene scheikundige stof en niet als een mengsel van twee, zij het ook nauw verwante, toch in bepaalde opzichten verschillende lichamen beschouwd. Het spreekt van zelf, dat zulk een tegenspraak, met name bij het onderwijs, zeer hinderlijk is, en dit heeft mij aanleiding gegeven deze vraag aan een kritisch onderzoek te onderwerpen, ten einde zoo mogelijk de bedoelde tegenspraak op te lossen.

Het is mij daarbij gelukt eene microchemische reactie te vinden, waardoor zich de zoogenaamde cellulose der zetmeelkorrels ten eenenmale van de echte cellulose onderscheidt, en daarentegen ten nauwste met de granulose dier korrels overeenkomt. Als kenmerkend onderscheid tusschen zetmeel en cellulose toch gebruikt men van oudsher bij het microscopisch onderzoek hun gedrag tegenover jodium. Men gaat daarbij uit van de stelling, dat zetmeel zich met jodium zonder medewerking eener zoogenaamde hulpvloeistof blauw kleurt, terwijl voor de blauwkleuring van cellulose door jodium zulk een hulpvloeistof (b.v. zwavelzuur of chloorzink) onmisbaar is. De zoogenaamde cellulose der zetmeelkorrels nu kan, blijkens mijne waarnemingen, ook zonder hulpvloeistof met jodium een blauw gekleurde verbinding doen ontstaan.

Voor de bedoelde reactie gebruikte ik zetmeelkorrels, die ik volgens de gebruikelijke en hierachter nog te bespreken voorschriften zoolang met zoutzuur uitgetrokken had, dat zij met jodium niet meer een blauwe, maar slechts een bleeke, bruinroode kleur aannamen. Zulke korrels pleegt men „cellulose-skeletten" te noemen, daar men algemeen aanneemt, dat zij nog slechts uit de cellulose der oorspronkelijke korrels bestaan, en dat de granulose door het zoutzuur geheel verwijderd is.

Wanneer men nu zulke korrels eenvoudig in een reageerbuisje

in eene verdunde oplossing van jodium in joodkalium-houdend water sterk verwarmt of even kookt, en ze daarna onder het microscoop beschouwt, zoo ziet men, dat alle of ten minste verreweg de meeste korrels een blauwe kleur hebben aangenomen. Ook zoo men de korrels even in water kookt en ze daarna op het voorwerpglas met de jodium-oplossing in aanraking brengt, kan men, onder gunstige omstandigheden, de blauwkleuring min of meer volkomen waarnemen.

Hieruit blijkt, dat deze skeletten geenszins uit cellulose opgebouwd zijn, maar uit een stof, die nauw met de granulose, het hoofdbestanddeel der zetmeelkorrels, verwant is. En daar wij nu weten, dat de skeletten uit het dichtste gedeelte der korrels bestaan, en dat de dichtheid eener stof grooten invloed op hare oplosbaarheid en op de meerdere of mindere geschiktheid voor verschillende reactiën uitoefent, zoo is het voorshands niet veroorloofd, de meening, dat de skeletten slechts uit dichtere granulose zouden bestaan, als onjuist te verwerpen.

In aansluiting aan deze proeven heb ik de literatuur over dit onderwerp aan eene nauwkeurige studie onderworpen en de voornaamste proeven herhaald, waarop de stelling omtrent de aanwezigheid van cellulose in de zetmeelkorrels berust. Ik ben daardoor tot de overtuiging gekomen, dat de zooeven medegedeelde conclusie geenszins met de bekende feiten in strijd is, integendeel, dat zij door deze in hooge mate gesteund wordt. Ik acht het daarom van belang, ook de resultaten van dit gedeelte van mijn onderzoek hier eenigszins uitvoerig mede te deelen.

Het zij mij daarbij vergund, met een kort overzicht over de geschiedenis van mijn onderwerp te beginnen, om den oorsprong van de aangehaalde meening op te sporen, en na te gaan, waaraan het toe te schrijven is, dat zij zoo algemeen bijval gevonden heeft.

In het Journal für praktische Chemie heeft Maschke in de jaren 1852 en 1854 1) uitvoerig zijne meening omtrent de samenstelling der zetmeelkorrels uiteengezet. Hij beschouwde den laagsgewijzen bouw als de uitdrukking van deze samenstelling; de lagen zouden afwisselend uit cellulose en uit zetmeel (granu-

1) L.c. 1852. II, p, 400, 1854, I, p. 1; geciteerd in Nägeli. Pflanzenphys. Unters. II, p. 183.

lose) bestaan, welke laatste in den vorm van fijne korreltjes tusschen de lagen der eerste afgezet zou zijn.

Deze meening werd, alhoewel met belangrijke wijzigingen, door Nägeli in zijne groote monographie van het zetmeel overgenomen [1]). De wijzigingen bestonden vooral daarin, dat Nägeli aannam, dat cellulose en zetmeel in de korrels overal innig met elkander gemengd waren, onder dien verstande echter, dat deze menging geenszins een gelijkmatige was. Integendeel, de dichtere lagen, die volgens Maschke alleen uit cellulose bestonden, zouden volgens Nägeli uit veel cellulose met een weinig granulose samengesteld zijn, terwijl in de overige lagen, met de dichtheid, ook het cellulose-gehalte zou afnemen, zoodat de waterrijkste lagen tevens het rijkst aan granulose zouden zijn.

Het voornaamste argument voor de meening van Maschke en Nägeli was de inwerking van speeksel op aardappelmeel bij een temperatuur van 45—55° C. Deze werking bestaat in hoofdzaak hierin, dat uit de korrels die stof wordt uitgetrokken, die het vermogen bezit zich met jodium blauw te kleuren, terwijl na volledige uittrekking een skelet overblijft, dat den laagsgewijzen bouw veel scherper en duidelijker vertoont dan de oorspronkelijke korrels, doch in een waterige oplossing van jodium de genoemde kleur niet aanneemt. Daar men nu gewoon is de blauwkleuring door jodium als een der kenmerken van zetmeel te beschouwen, moest natuurlijk de in speeksel oplosbare stof met dezen naam bestempeld worden, doch niet het overblijvende. Dit laatste kon men echter door bepaalde behandelingswijzen er toe brengen, met jodium een blauwe verbinding te geven, en deze hulpmiddelen kwamen juist met die overeen, die ook in celwanden het vermogen der blauwkleuring met jodium te voorschijn roepen. Vandaar dat deze stof cellulose genoemd werd.

Nägeli berekent, dat aardappelmeel uit 6—7 deelen zetmeel op één deel cellulose bestaat [2]), bij andere meelsoorten was deze verhouding natuurlijk niet altijd dezelfde.

In het jaar 1857 deelde Melsens [3]) mede, dat het hem gelukt was door middel van verdunde zuren, van pepsine en van diastase, de zetmeelkorrels zóó te veranderen, dat zij hunnen vorm niet, doch

1) C. Nägeli, Pflanzenphysiologische Untersuchungen. Heft II, 1858, p. 113 en 183.

2) Institut 1e sect. XXV, p. 161, geciteerd door W. Nägeli, Die Stärkekörner, blz. 2 en 110.

3) L.c. blz. 183.

wel het vermogen om zich met jodium blauw te kleuren, verliezen.

Nägeli leverde in de jaren 1862 en 1863 eene reeks van verhandelingen over de samenstelling van zetmeelkorrels en over haar gedrag tegenover jodium onder verschillende omstandigheden [1]). Hij toonde aan, dat volgens de methode van Melsens eene scheiding der zetmeelkorrels in dezelfde stoffen bewerkt wordt, die hij zelf vroeger door middel van speeksel daaruit verkregen had [2]). Tevens gebruikte hij deze methode om de bezwaren van von Mohl te bestrijden, die kort te voren trachtte aan te toonen, dat het skelet der zetmeelkorrels geenszins uit dezelfde stof bestaat als de plantaardige celwanden, maar uit een geheel andere, waaraan hij den naam van *farinose* gaf [3]). Nägeli wees daarbij op de verschillen in oplosbaarheid, die door verschillende graden van dichtheid veroorzaakt kunnen worden, op de uiterst wisselende eigenschappen van celwanden, die het gevolg van zulke verschillen in dichtheid, doch ook van de aanwezigheid van verschillende bijmengselen kunnen zijn, en concludeerde ten slotte tot volledige identiteit tusschen de cellulose der celwanden en die der zetmeelkorrels. Hij gaf echter toe, dat wellicht onder den naam van cellulose door von Mohl en anderen verschillende nauw verwante verbindingen samengevat werden [4]), in dit geval zou de cellulose der zetmeelkorrels één dier verbindingen zijn.

Om verwarringen te voorkomen, voerde Nägeli in deze verhandelingen den naam van amylo-cellulose voor de cellulose der zetmeelkorrels in.

In de eerste uitgave van zijn Lehrbuch der Botanik heeft Sachs de meening van Nägeli overgenomen en uitvoerig behandeld [5]). Op blz. 59 van dit werk vindt men de verschillende methoden opgegeven, waardoor de granulose onder achterlating van een skelet kan worden uitgetrokken.

---

1) Deze verhandelingen vindt men in de Sitzungsberichte der K. Akademie der Wissenschaften te München, onder de titels:

I. Die Reaction von Jod auf Stärkekörner und Zellmembranen. 13 Dec. 1862, p. 280.

II. Dasselbe, 2e Theil. 14 Febr. 1863, p. 161.

III. Dasselbe, 3e Theil. 16 Mai 1863, p. 483.

IV. Die chemische Zusammensetzung der Stärkekörner. 13 Juni 1863, p. 119.

V. Die chemische Verschiedenheit der Stärkekörner. 14 Nov., 1863, p. 272.

2) Sitzb. München, 13 Juni, 1863, blz. 121.

3) Hugo von Mohl, Botan. Zeitung, 1859, blz. 225.

4) Sitz. Ber. München. 13 Juni 1863, blz. 126.

5) J. Sachs, Lehrbuch der Botanik. 1e Aufl. 1868, p. 55 en 59.

In de drie volgende uitgaven van zijn leerboek bleef Sachs deze meening handhaven, en ook in zijn laatste werk [1]) wordt de samenstelling der zetmeelkorrels uit granulose en zetmeel-cellulose besproken, terwijl tevens de kenmerken van beide stoffen worden opgegeven, zonder dat in eenig opzicht twijfel aan de juistheid daarvan wordt geopperd.

De groote invloed, dien het leerboek van Sachs sedert het verschijnen der eerste uitgave in 1868 gehad heeft, maakt het natuurlijk, dat Nägeli's meening algemeen ingang vond, en dat men thans overal in botanische werken de samenstelling van zetmeel uit twee koolhydraten als een goed bewezen feit vermeld vindt [2]).

Wanneer men echter nauwkeurig de verschillende opgaven omtrent de eigenschappen der zoogenaamde amylo-cellulose nagaat, en vooral wanneer men de cijfers omtrent het gehalte der zetmeelkorrels aan deze stof vergelijkt, zoo bespeurt men, dat er omtrent den aard van dit skelet nog veel onzekerheid heerscht. Nägeli had berekend, dat omstreeks $\frac{1}{8}$ of 12,5% der zetmeelkorrels uit cellulose zou bestaan, doch merkt daarbij op, dat deze „cellulose" in de oplossings-middelen voor granulose niet geheel onoplosbaar is, zoodat het skelet nu eens rijker, dan weer armer aan stof is. De methode van Melsens liet een vollediger extractie toe, evenzoo de methode van Franz Schulze. Deze bestaat in eene uittrekking met een verzadigde oplossing van chloornatrium, die één percent zoutzuur bevat. Dragendorff vond het residu volgens deze methode voor aardappelenmeel 5,7 pCt, voor tarwemeel 2,3 pCt. [3]). Walter Nägeli verklaart, dat bij een herhaalde ververschìng van het oplossingsmiddel (vrij sterk zoutzuur, volgens Melsens' methode) eindelijk alles opgelost kan worden [4]).

Met andere woorden: er bestaat geen scherpe grens tusschen de oplosbaarheid van de granulose en van de zoogenaamde zetmeel-cellulose, er bestaat geen middel om de eene zuiver van de andere te scheiden, en het werkelijk gehalte der zetmeelkorrels aan beide stoffen te bepalen. Beide zijn in dezelfde vloeistoffen oplosbaar, de granulose vrij snel, de „cellulose" veel langzamer.

---

1) J. Sachs, Vorlesungen über Pflanzen-physiologie, 1882, blz. 409.

2) In de eerste uitgave van mijn Leerboek der Planten-physiologie heb ik op blz. 37 deze heerschende meening eveneens gevolgd.

3) Zie Sachs, Lehrbuch. 4e Ed. blz. 62.

4) Die Stärkekörner, 1874, blz. 11 en 102.

Dit gradueele verschil in oplosbaarheid nu pleit eer tegen dan vóór een verschil in samenstelling. Nägeli toch wist reeds, zooals wij boven zagen, dat verschillen in dichtheid, zooals zij in zoo hooge mate juist in de zetmeelkorrels worden aangetroffen, een grooten invloed op de oplosbaarheid, vooral op de snelheid van het proces der oplossing hebben. De bedoelde verschijnselen kunnen op deze wijze zeer volledig worden verklaard, ook als men aanneemt, dat de zetmeelkorrels uit één zelfde koolhydraat bestaan.

Ook het gemis der blauwkleuring in de skeletten der zetmeelkorrels is geen afdoend bewijs, dat zij uit cellulose zouden bestaan. Deze skeletten toch kleuren zich met dat reagens wel, zij het dan ook niet blauw. Zij nemen daarmede, al naar gelang van den duur der voorafgegane inwerking van het oplossingsmiddel, een meer roodbruine of meer geelbruine tint aan. In het praeparaat, dat ik voor mijne onderzoekingen gebruikt heb, is deze kleur zeer lichtbruin en komt zij nauwkeurig overeen met de tint, die verschillende soorten van zetmeel bij eene behandeling met een alcoholische oplossing van jodium aannemen. Dit bracht mij op het denkbeeld, dat voor beide gevallen wellicht eene overeenkomstige verklaring mogelijk zou zijn.

Uit de hierboven geciteerde onderzoekingen van Nägeli is het algemeen bekend, dat voor het ontstaan der blauwe verbinding van jodium en zetmeel de aanwezigheid van water noodig is. Brengt men goed gedroogd aardappelenmeel in eene oplossing van jodium in absoluten alcohol, zoo nemen de korrels dit element volstrekt niet op: zij blijven dagen en weken lang kleurloos, zoo men slechts zorgt, dat de alcohol, die steeds sporen van water bevat, daaraan door verdamping niet betrekkelijk rijker kan worden. Onderzoekt men doorsneden van verschillende planten, aan spiritus-materiaal ontleend, met een oplossing van jodium in verdunden alcohol, zoo kleuren zich de zetmeelkorrels geenszins altijd blauw. Integendeel, in den regel nemen zij daarin andere tinten aan, waarvan violet, bruinrood en rood de meest gewone zijn [1]). Voegt men dan aan de praeparaten water toe, zoo gaan deze kleuren in blauw over.

Men kan zich door zulke proeven gemakkelijk overtuigen, dat de kleur, die zetmeelkorrels met jodium aannemen, in hooge mate van haar watergehalte afhangt. Slechts bij voldoende aanwezig-

1) Vergelijk Nägeli, l.c.

heid van water is de kleur zuiver blauw, bij geringer gehalte daaraan helt de kleur naar paarsch, en bij nog grooter armoede aan water naar rood over. In een zeer waterarme omgeving kunnen de korrels met jodium zelfs een gele tint verkrijgen. Trouwens de onderzoekingen van Nägeli over deze verschijnselen zijn te algemeen bekend, dan dat het noodig zoude zijn, ze hier nog uitvoeriger te schilderen [1]).

Hetzelfde gevolg, dat in deze gevallen de aanwezigheid van alcohol heeft, moet m. i. in andere gevallen ook de dichtheid der granulose, d. i. haar geringer watergehalte, kunnen hebben. In de zetmeelkorrels kan dit natuurlijk eerst dan zichtbaar worden, als de weekere granulose, die water genoeg bevat om zich terstond met jodium blauw te kleuren, verwijderd is.

Geen der schrijvers, die over dit onderwerp handelen, twijfelt er aan, dat het skelet, dat na uittrekking met zoutzuur of met eene andere der genoemde vloeistoffen overblijft, uit de dichtste deelen van de korrel bestaat. Daarom is het slechts natuurlijk om aan te nemen, dat dit skelet het gemis der blauwkleuring met jodium te danken heeft aan zijn onvermogen, om eene voor de jodium-reactie voldoende hoeveelheid water in zijne lagen op te nemen. Ik kom dus tot de gevolgtrekking, dat de eigenaardige reactie der skeletten met jodium nog geen recht geeft om te besluiten, dat deze dichtere stof uit een ander scheikundig lichaam zou bestaan dan de weekere deelen der korrels.

In deze meening word ik versterkt door de volgende omstandigheid. In het jaar 1874 heeft Dr. Walter Nägeli, de zoon van den beroemden schrijver van de monographie van het zetmeel, eene zeer uitvoerige studie openbaar gemaakt over de scheikundige samenstelling van het zetmeel en over de allernaaste omzettingsproducten, die bij de reeds meermalen genoemde methoden van uittrekking daaruit verkregen worden [2]). In dit werk nu wordt, wel is waar, in het overzicht der literatuur, de meening van den vader des schrijvers omtrent de „amylocellulose” in herinnering gebracht [3]), later echter wordt bij de uitvoerige bespreking van de skeletten en de producten, waarin men deze splitsen kan, die naam nooit weer gebruikt. Walter Nägeli's onderzoek heeft dus niet tot eene bevestiging van deze meening geleid, gelijk trouwens

---

1) Zie ook W. Nägeli, Die Stärkekörner, 1874, p. 100.

2) Dr. Walter Nägeli, Beiträge zur näheren Kenntniss der Stärkegruppe. Leipzig 1874.

3) L.c. blz. 2.

uit het volgende blijken zal. Waarom noch Sachs, noch anderen in deze omstandigheid eene aanleiding gevonden hebben, het gedeelte van hun leerboek, dat hierop betrekking had, om te werken, is mij niet duidelijk geworden.

Mijne eigene proeven sluiten zich ten nauwste aan die van Walter Nägeli aan. Evenals hij, volgde ik de methode van Melsens om de zetmeelskeletten te vervaardigen. Terwijl echter Nägeli's onderzoek hoofdzakelijk van chemischen aard was, heb ik, gelijk in den aanvang reeds gemeld werd, de verkregen skeletten ook aan een microscopisch onderzoek onderworpen. Ik wensch daarom de beschrijving mijner proeven in twee deelen te splitsen, en in de eerste plaats datgene mede te deelen, wat slechts als eene herhaling van Walter Nägeli's proeven mag beschouwd worden, doch voor een juist begrip van het tweede deel niet wel gemist kan worden. In dit tweede deel zal ik dan de uitkomsten van het microscopisch onderzoek der skeletten beschrijven.

In 1879 heb ik eenige grammen aardappelenmeel in een stopflesch met zoutzuur gebracht. Het zuur was vrij sterk, doch niet zoo sterk, dat de korrels daarin konden opzwellen. De stopflesch was een hooge nauwe cilinder. Toen het zetmeel goed bezonken was, plakte ik op de grens van het bezonkene een papieren merk, ten einde van tijd tot tijd te zien of het volumen van het bezinksel afnam.

Dagelijks heb ik de flesch geschud, daarbij zorgende, dat telkens de geheele kleverige zetmeelmassa in de vloeistof goed verdeeld werd. Reeds in de eerste dagen vond oplossing plaats: mengde ik een deel der vloeistof, dat door filtreeren van de er nog in zwevende zetmeelkorrels gezuiverd was, met jodium, zoo ontstond een blauwe neerslag. Ook reduceerde de vloeistof, na neutralisatie van het zoutzuur, Fehling's proefvocht.

Later werd de flesch wel van tijd tot tijd, doch niet meer elken dag geschud. Na een jaar kleurden zich de korrels met jodium nog blauw, en waren zij dus nog niet geheel uitgetrokken; deelen der vloeistof toonden, na gefiltreerd te zijn, de zooeven genoemde reactiën. Na omstreeks twee jaren kleurden zich noch de korrels, noch de vloeistof met jodium blauw; het vermogen om koperoxyde te reduceeren, was daarentegen sterk toegenomen.

Het volumen van het bezinksel was in al dien tijd niet merkbaar verminderd; de grootte der afzonderlijke korrels, trots het aan-

zienlijke stofverlies, dus nagenoeg onveranderd gebleven. De korrels waren nu onder het microscoop zeer doorschijnend en vertoonden een zeer duidelijken laagsgewijzen bouw.

De vloeistof had nu een gele tint aangenomen: het heldere, boven het zetmeel staande deel werd afgesloten, de rest met water verdund en na bezinken weer afgegoten, en het bezinksel in een kleinere flesch bewaard tot 1885.

W. Nägeli heeft aan de stof, die onder deze omstandigheden uit het zetmeel door zoutzuur wordt opgelost, en die in deze zure oplossing door jodium met een donkerblauwe kleur wordt neergeslagen, den naam van *amylodextrine* gegeven. Deze stof wordt door het zoutzuur allengs in dextrine en daarna in suiker veranderd; vandaar dat zij op den duur uit de oplossing verdwijnt, terwijl het reduceerend vermogen toeneemt.

De amylodextrine is een kristallijne verbinding, en wordt door alcohol of door bevriezen in kristalschijfjes afgezonderd. Beide middelen scheiden daarentegen het zetmeel uit zijne oplossing in structuurlooze draden af. In vasten toestand kleurt zich amylodextrine met jodium niet: uit hare oplossingen kan men haar, bij aanwezigheid van jodium, in den vorm van een donkerblauwen, fijnkorreligen neerslag afscheiden. Looizuur, barytwater en azijnzuur slaan zetmeel uit zijne oplossing neer, doch amylodextrine niet. Het is dus niet moeilijk beide stoffen van elkander te onderscheiden.

De kristalschijfjes der amylodextrine zijn microscopisch klein, rond van vorm, en opgebouwd uit naaldvormige kristallen. De schijfjes, uit mijne vloeistof verkregen, waren iets kleiner dan die, welke Nägeli beschrijft, doch kwamen overigen voldoende met de zijne overeen.

Daar het zoutzuur, blijkens de proeven van Nägeli voortdurend, zij het ook hoe langer hoe langzamer, oplossend op de skeletten werkt, zoo moet men aannemen, dat voortdurend amylodextrine in oplossing overging. Dat men deze daarin na een paar jaren niet meer kan aantoonen, ofschoon zij ook dan nog zonder twijfel ontstaat, bewijst, dat hare omzetting in dextrine, na zoo langdurige uittrekking, gelijken tred met haar ontstaan hield.

In April 1885 werd nu al het uitgetrokken zetmeel, nadat daarvan jaarlijks een gedeelte bij de practische oefeningen der studenten in de microscopie verbruikt was, op een klein filtrum gebracht en gedurende eene week, na gedeeltelijke neutralisatie van het zoutzuur door ammoniak, gewasschen totdat het filtraat neu-

traal was, en er geen zoutzuur of chloorammonium meer in aangetoond kon worden. De kleur van het filtraat, eerst bruinachtig, werd daarbij natuurlijk allengs helder, en eveneens nam ook het zetmeel op het filtrum allengs een lichtere kleur en grootere doorschijnendheid aan. De op deze wijze gewasschen zetmeelskeletten dienden nu voor het verder onderzoek.

Kookt men een deel van dit overblijfsel in een reageerbuisje in een weinig water, zoo wordt het grootendeels opgelost. Filtreert men nu, zoo verkrijgt men een heldere vloeistof en een geringe hoeveelheid van een onoplosbaar residu, dat onder het microscoop geen structuur meer vertoont. Het is een fijnkorrelige, doorschijnende massa, waarin nog enkele herkenbare zetmeelkorrels liggen, die evenals die korrelige massa, met jodium een lichtbruine kleur aannemen. Deze massa komt ook hierin met de skeletten overeen, dat zij zich met jodium en zwavelzuur blauw kleurt, en dat zij, na met jodium gedroogd te zijn, in water een blauwe kleur verkrijgt. W. Nägeli geeft er den naam van „Hüllen" aan, doch heeft ze niet nader onderzocht. Het filtraat bevat amylodextrine, daar het, na een weinig zuur gemaakt te zijn, met jodium een donkerblauwen neerslag geeft. Ook reduceert het suikerproefvocht zeer krachtig. De amylodextrine, die hier door koken in water, zonder behulp van een zuur, uit de skeletten ontstaan is, is volgens Nägeli dezelfde als die, welke door zoutzuur in de eerste maanden uit de versche korrels werd uitgetrokken.

Dit laatste feit pleit m. i. zeer sterk tegen de meening, dat de skeletten uit eene andere scheikundige verbinding zouden bestaan, dan het overige deel der oorspronkelijke korrels.

Vatten wij ten slotte het verloop van het geheele proces in weinige woorden samen, zoo komt het in hoofdzaak daarop neer, dat het zetmeel in zoutzuur niet oplost, doch daardoor in eene oplosbare verbinding, de amylodextrine, wordt omgezet. Eenmaal uitgetrokken verdwijnt deze echter langzamerhand uit de vloeistof, daar zij in dextrine en in suiker overgaat. De vaste stof der skeletten neemt nu, hoewel nog slechts langzaam, toch voortdurend af en draagt zoodoende tot de vermeerdering van het gehalte der vloeistof aan suiker bij.

De skeletten zouden op den langen duur geheel in het zoutzuur oplossen; om hunne oplossing te versnellen kan men ze, na het zure vocht afgefiltreerd te hebben, in water koken; men verkrijgt daarbij een nieuwe hoeveelheid amylodextrine en een zeer geringe niet verder onderzochte rest (Hüllen).

Onderzoekt men de door langdurige behandeling met zoutzuur gewonnen en daarna volkomen van het zuur bevrijde skeletten, zoo vertoonen zij, zooals reeds meermalen vermeld werd, den laagsgewijzen bouw veel fraaier en scherper dan de oorspronkelijke zetmeelkorrels dit deden. Alcohol deed deze lagen niet onzichtbaar worden, zooals in versche korrels. Met jodium kleurden zij zich licht roodachtig bruin. Met jodium op het voorwerpglas uitgedroogd en daarna met water bevochtigd, nemen zij een fraaie, blauwe kleur aan, eene reactie, die men ook bij collenchymwanden en bij sommige andere celwanden aantreft, en die als een argument voor het bestaan der skeletten uit cellulose gegolden heeft. Met jodium en zwavelzuur kleuren zij zich eveneens blauw; ook hierin komen zij met cellulose overeen.

Thans zijn wij zoover gekomen, dat wij de in den aanvang medegedeelde reactiën der skeletten uitvoeriger beschrijven, en hare beteekenis nagaan kunnen. Men herinnert zich, dat deze reactiën daarin bestonden, dat de skeletten, hetzij in eene oplossing met jodium verwarmd, hetzij na eene korte verwarming in water in zulk een oplossing gebracht werden. Beschouwen wij eerst de laatstgenoemde reactie.

Op den duur zouden de korrels, gelijk reeds vermeld werd, in kokend water onder achterlating der „Hüllen" oplossen, terwijl ze in amylodextrine veranderd worden. Kookt men echter slechts korten tijd, hetzij in een reageerbuisje, hetzij onder dekglas, zoo gelukt het de korrels te veranderen, zonder ze nog alle op te lossen. Behandelt men nu zulk een praeparaat met een verdunde waterige oplossing van jodium, zoo slaat de gevormde amylodextrine neer, doch tevens kleuren zich talrijke korrels min of meer blauw.

Sommige korrels zijn door en door blauw, soms gelijkmatig, soms in het midden donkerder dan aan den omtrek. In andere is alleen het kernvlekje blauw, de rest lichtbruin gekleurd. Vertoont een korrel de beide van het kernvlekje uitgaande groote barsten, die nagenoeg evenwijdig met de grootste as van den korrel, hoewel een weinig divergeerende, loopen, en die zoo zeer kenmerkend voor aardappelenmeel zijn, zoo plegen deze barsten zich als breede blauwe lijnen in de overigens lichtbruine korrels voor te doen, terwijl hun vereenigingspunt, het kernvlekje, eveneens blauw is. Wederom andere korrels waren gebroken of gebarsten, soms schenen zij dan aan de breukvlakte op te zwellen, en het inwendige uit de wonde uit te doen treden. In deze gevallen, die ik

vooral bij het koken der nog niet volledig gewasschen skeletten onder dekglas waarnam, waren dan de korrels aan de breukvlakte tot een grooter of kleiner diepte blauw gekleurd, terwijl het overige lichtbruin was. Tusschen al deze korrels zijn er natuurlijk overgangen te vinden, alsmede talrijke korrels die nog in haar geheel een lichtbruine kleur met het jodium aannemen.

Wanneer men gewoon aardappelenmeel in een donkerbruine oplossing van jodium in joodkalium-houdend water kookt, zwellen de korrels, zooals bekend is, daarin niet tot stijfsel op. Dit gaf mij aanleiding de met zoutzuur geëxtraheerde en van dit zuur bevrijde korrels in een dergelijke oplossing te koken. Ik deed dit in een reageerbuisje gedurende korten tijd, en bracht daarna een druppel van het vocht onder het microscoop. Zeer talrijke korrels waren in vorm en grootte nog onveranderd gebleven, doch nu geheel of grootendeels blauw gekleurd. Daarnaast was in de vloeistof de eigenaardige blauwe neerslag van jodium-amylodextrine ontstaan.

Het is uiterst moeielijk met zekerheid te beslissen of de stof, die zich in de beschreven korrels met jodium blauw kleurde, zetmeel of amylodextrine was. In vasten toestand kleurt zich, volgens W. Nägeli, amylodextrine met jodium niet, maar de omstandigheden der proeven maken het mogelijk, dat de zich blauw kleurende stof in de korrels in opgelosten toestand aanwezig was, dat zij bezig was uit de korrels weg te diffundeeren, doch tijdens dit proces door het jodium werd neergeslagen. Aan de andere zijde ziet men in de korrels geen neerslag, ook zijn zij niet troebel of ondoorschijnend geworden, maar integendeel, vooral bij bleeke kleuring, geheel doorschijnend, terwijl toch de neerslag van jood-amylodextrine grofkorrelig is.

De eenvoudigste verklaring der beschreven reactiën geeft echter zonder twijfel de voorstelling, dat de blauwkleuring aan de tijdelijke aanwezigheid van amylodextrine in de korrels toe te schrijven is.

Doch welke verklaring men ook aan deze verschijnselen wil geven, zeker is het, dat cellulose noch door koken in water en latere behandeling met jodium, noch door koken in een jodium-oplossing eene blauwe kleur aanneemt, en dat dus de stof, waaruit de skeletten bestaan, niet met de cellulose der celwanden mag worden geïdentificeerd.

Volkomen zekerheid zoude men natuurlijk het beste verkrijgen, door de skeletten met koperoxyde-ammoniak te behandelen en te zien, of men uit de verkregen oplossing eene stof met de eigen-

schappen van cellulose kon neerslaan. Voor deze proef ontbreekt mij thans het materiaal; ik hoop later in staat te zijn, haar uit te voeren.

Ook door behandeling met kali gelukte het mij de skeletten, na neutralisatie, zich met jodium blauw te doen kleuren. In een koude, sterke oplossing van kali zwellen de skeletten langzamerhand op, en verdwijnen zij eindelijk geheel. Verwarming versnelt dit oplossen. Neutraliseerde ik met een zuur, voordat het oplossen begon, en voegde ik dan jodium toe, zoo ontstond in de vloeistof de bekende blauwe, grofkorrelige neerslag van amylodextrine. Was de inwerking der kali zoo sterk geweest, dat verreweg de meeste korrels opgelost waren, zoo trof ik, na neutralisatie en toevoeging van jodium, nog een aantal korrels aan, waarvan sommige nu lichtbruin, terwijl in andere het inwendige lichtblauw en de omtrek roodbruin, of wel het kernvlekje, of ook dit en de beide barsten blauw waren. Ook met verdunde kali-oplossing verkreeg ik dezelfde resultaten.

Het collenchym van vele planten wordt eveneens door het koken van dunne doorsneden in kali in staat gesteld, zich na neutralisatie met jodium blauw te kleuren, (b.v. collenchym van *Begonia manicata*); het gelukte mij zelfs in zeer dunne sneden deze kleur te verwekken, zoo ik ze slechts in een koude kali-oplossing gebracht en daarna op de opgegeven wijze behandeld had (collenchym van jonge loten van *Sambucus nigra*). Daarbij wordt echter, zoover bekend is, geene stof uit deze wanden uitgetrokken, die na neutralisatie met jodium in de omgevende vloeistof een blauwen neerslag geeft, zoodat men, tenminste vooralsnog, geen recht heeft de beschreven reactie der collenchymwanden aan een verandering in amylodextrine toe te schrijven, en haar dus voor identisch met de in de zetmeel-skeletten onder gelijke omstandigheden optredende verschijnselen te houden. Ik wensch echter aan de resultaten der behandeling met kali geen beslissende kracht ten opzichte van de hier behandelde vraag toe te kennen, en heb ze slechts volledigheidshalve medegedeeld.

Zoowel de kritische beschouwing der voorhanden literatuur, als de studie der veranderingen, die de zetmeel-skeletten, die men door langdurige behandeling met zoutzuur verkrijgt, onder den invloed van kokend water in korten tijd ondergaan, leiden dus tot de gevolgtrekking, dat de voorstelling van het bestaan der zet-

meelkorrels uit twee koolhydraten — zetmeel en cellulose — niet voldoende door de feiten gesteund wordt. Met zekerheid kent men in die korrels slechts één enkel koolhydraat — het zetmeel of de granulose, — dat daarin echter in zeer verschillende graden van dichtheid is afgezet, en hieraan zoowel zijn uiterst verschillende oplosbaarheid in de verschillende lagen, als zijne eigenschap om met jodium verschillende kleuren (voornamelijk blauw, violet en rood) aan te nemen, te danken heeft.

(Maandblad voor Natuurwetenschappen 1885.)

EEN MIDDEL TEGEN HET BRUIN WORDEN VAN PLANTENDEELEN BIJ HET VERVAARDIGEN VAN PRAEPARATEN OP SPIRITUS.

Ieder, die eene verzameling van plantendeelen op spiritus maakt, weet bij ondervinding, dat sommige praeparaten door den spiritus volkomen ontkleurd kunnen worden, terwijl andere een lichter of donkerder bruine tint aannemen, die voor het oog meestal zeer onaangenaam is. Daar ik mij in de laatste maanden bezig gehouden heb met het in orde brengen en uitbreiden eener collectie spiritus-praeparaten van variatiën en variëteiten, heb ik gezocht naar middelen om het aantal dezer bruine voorwerpen daarin zooveel mogelijk te verminderen. Mijn doel was daarbij tweeledig, n.l. 1° de reeds bruin geworden praeparaten te ontkleuren, en 2° het bruin worden van nieuwe praeparaten te voorkomen.

In het eerste opzicht heb ik mijn doel slechts gedeeltelijk bereikt; in het tweede ben ik, naar ik meen, zeer naar wensch geslaagd.

Oorzaken van het bruin worden der praeparaten. Het bruin worden moet worden toegeschreven aan de aanwezigheid van opgeloste kleurlooze stoffen in het celvocht, die zich, terstond na den dood der cellen, met de zuurstof der omgevende lucht verbinden. De bruine stoffen zijn dus oxydatie-producten dezer zoogenaamde chromogenen, omtrent welker natuur ik echter in de mij toegankelijke literatuur niets bepaalds heb kunnen vinden.

Dat deze kleurlooze stoffen in het celvocht opgelost zijn, blijkt uit verschillende waarnemingen. O.a. daaruit, dat zij, na het uitpersen van het sap uit levende plantendeelen, in dit sap gevonden worden. Uit jonge stengeldeelen van verschillende plantensoorten verkreeg ik, door uitpersen in eene tinctuurpers, een sap, dat aanvankelijk kleurloos of nagenoeg kleurloos was, doch zich in aanraking met de lucht in den loop van eenige dagen allengs donkerder kleurde. Het werd b.v. bruin bij *Helianthus annuus*, *H. tuberosus* en *Nicotiana rustica*, oranje bij *Impatiens Roylii*, en zwart bij *Dipsacus fullonum*.

Waarschijnlijk behooren deze chromogenen in vele gevallen tot de groep der looistoffen, of zijn zij tenminste met deze nauw

verwant. Hiervoor pleiten o.a. eenige waarnemingen, die ik in Februari 1883 met het uitgeperste sap van jonge stengeldeelen van *Pelargonium zonale* gedaan heb. Aan de lucht werd dit sap allengs donker indigo-blauw, zoo ik het vooraf geneutraliseerd had. Deze blauwe kleurstof werd, op dezelfde wijze als lakmoes en het blauw der bloemen (*anthocyan*), met een enkelen druppel verdund zoutzuur rood; de reactie was nagenoeg even scherp als die van vele gebruikelijke indicatoren. Ook in andere opzichten toonde deze kleurstof overeenkomst met bloemenblauw, b.v. in de eigenschap om met eene overmaat van ammoniak groen te worden. Wat nu voor hare natuur als looistof pleit, is de omstandigheid, dat zij met azijnzuur ijzer een blauwzwarten neerslag gaf, en door koken met een geringe overmaat van dit zout geheel uit de oplossing verwijderd kon worden. Dit geldt zoowel voor het kleurlooze, versche sap, als nadat dit reeds aan de lucht blauw geworden was.

In zijn oorspronkelijken, sterk zuren toestand kon ik het sap gedurende eenige dagen aan de lucht bewaren, zonder dat het zich kleurde, na neutralisatie werd het echter in weinige uren donkerblauw. Op dit beginsel berust het middel, dat ik in het laatste deel van dit opstel tegen het bruin worden van praeparaten in het algemeen wensch aan te bevelen.

Dat dit bruin worden van plantendeelen na den dood aan eene oxydatie, ten koste van de zuurstof der lucht, moet worden geweten, blijkt uit tal van waarnemingen. Reeds voor vele jaren leerde SACHS, dat bevroren plantendeelen, na plotseling ontdooien, aan de lucht veel sneller bruin worden dan onder water. Brengt men bladeren van *Sparmannia africana* levend in spiritus, zoo worden zij vrij donkerbruin. Pompt men echter terstond na de indompeling de lucht zooveel mogelijk uit het blad weg, zoo kleuren zij zich veel minder, het bladmoes wordt, na verwijdering van het chlorophyl door den alcohol, nagenoeg kleurloos en slechts de nerven zijn min of meer bruin geworden. Het is echter, gelijk bekend is, ook bij langdurig en herhaald pompen, uiterst moeilijk alle lucht uit de capillaire ruimten van een blad te verwijderen.

Op veel sneller en vollediger wijze kan men de lucht uit een blad door koken verdrijven. In dit geval trekken tevens de in het celvocht opgeloste stoffen veel spoediger uit het blad uit dan in de koude. Brengt men nu een blad levend, hetzij in kokend water, hetzij in kokenden alcohol, zoo vindt er geen oxydatie plaats, en de oxydeerbare stoffen worden uit het blad in korten tijd nagenoeg volledig verwijderd. Brengt men nu de in water gekookte

bladeren in kouden alcohol, en ververscht men dezen van tijd tot tijd om het bladgroen op te lossen, zoo verkrijgt men kleurlooze of nagenoeg kleurlooze praeparaten (b.v. *Viscum album*).

Het koken in water is niet aan te bevelen, daar het de plantendeelen week maakt; het koken in alcohol is echter een voortreffelijk middel om kleurlooze praeparaten te maken. Het heeft tevens het voordeel, dat het bladgroen er veel spoediger door verwijderd wordt, dan door de behandeling met kouden alcohol. Zelfs uit leerachtige bladeren met een ondoordringbare cuticula kan men in kokenden alcohol de lucht en de oxydeerbare stoffen zoo voldoende verdrijven, dat de praeparaten later geheel bleek worden. Daartoe is de indompeling van enkele (b.v. vijf) minuten in de meeste gevallen voldoende; een langer koken bood mij geen voordeel aan. Zoo b.v. bij de harde, lederachtige bladeren van *Rhododendron hirsutum* en van *Viscum album*, die anders, versch in kouden alcohol gebracht, een donkerbruine kleur aannemen.

Zonder verwijdering der lucht worden plantendeelen, die in alcohol bruin worden, ook in water bruin; men kan dus niet door eenvoudige behandeling met koud water de chromogenen verwijderen. Ook niet zoo men de plantendeelen snel doodt, door aan het water b.v. geringe hoeveelheden van een vergif (b.v. ammoniak of alcohol) toe te voegen. Dit geldt zoowel voor dunne bladeren (b.v. *Sparmannia africana*) als voor lederachtige (b.v. *Ficus elastica*, *Rhododendron hirsutum*).

Ten slotte nog een laatste proef. Peren en appelen worden op doorsneden aan de lucht bruin; sterven zij, zoo worden zij door en door bruin. Brengt men stukjes peer of appel versch in een flesch met glazen stop, vult deze daarmede nagenoeg aan en sluit nu de flesch, na de stop met vaseline ingesmeerd te hebben, zoo worden de stukjes niet bruin. Vóor zij sterven toch gebruiken zij, door hunne ademhaling, de weinige aanwezige zuurstof spoedig geheel op, en er is nu niets meer voor de oxydatie der chromogenen over. Toetreden der lucht bewerkt dan echter, ook na geruimen tijd, bruinkleuring.

Oplosbaarheid der bruine kleurstoffen. De bruine stoffen, die in vele plantendeelen ontstaan, zoo men ze zonder voorbereiding op spiritus brengt, zijn tendeele in dezen spiritus oplosbaar, tendeele echter niet. De eerste kunnen natuurlijk door ververschen van den spiritus verwijderd worden. De laatste kunnen soms geheel, soms gedeeltelijk door verdunde zuren of door alcaliën worden uitgetrokken. Zeer bruine rozenbladeren,

die sints lange jaren op spiritus bewaard geweest waren, kon ik nagenoeg geheel ontkleuren door behandeling met verdund zwavelzuur, hetzij ik dit in waterige oplossing gebruikte, dan wel rechtstreeks aan den spiritus toevoegde. In de meeste gevallen blijft echter, na uittrekken met een zuur of eene basis, een deel der bruine stoffen achter. Middelen om ook dit deel op te lossen, zijn mij niet bekend geworden.

Wil men dus bruingeworden plantendeelen geheel ontkleuren, zoo moet men tot oxydatie-middelen zijne toevlucht nemen. Hiervoor kan men gebruik maken van zwaveligzuur, van chloorkalk met koolzuur, en van chloorzure kali (of natron) met zwavelzuur.

Het laatste middel, dat mij door Dr. BEIJERINCK was aanbevolen, leverde mij de beste en in zeer vele gevallen volkomen voldoende resultaten op. Een vijftig tot zestig bruine praeparaten van verschillende plantensoorten heb ik daarmede of geheel kleurloos gemaakt, of tot een onschadelijke lichtbruine tint teruggebracht. Andere praeparaten echter boden hardnekkig weerstand; wel gelukte het er groote hoeveelheden der bruine stoffen uit in oplossing te brengen, doch zonder dat de plantendeelen zelven daardoor voldoende ontkleurd werden (b.v. *Ficus elastica*).

Om praeparaten met dit middel te bleeken, voegt men aan den spiritus eenige druppels zwavelzuur en eenige kristalletjes van chloorzure kali toe. Op 100 CC. spiritus gebruikte ik meest ongeveer 0.2—0.5 CC. sterk zwavelzuur, en zooveel chloorzure kali, als op de punt van een mes kan liggen. Voegde ik grootere hoeveelheden van beide stoffen toe, zoo verkreeg ik geen betere resultaten; het bleeken ging even snel. Ik heb dus nooit afgemeten hoeveelheden gebruikt.

Bevordert men de gelijkmatige verdeeling van het bleekmiddel, door de flesch of het cilinderglas van tijd tot tijd even om te keeren, zoo vindt de oxydatie in enkele dagen plaats; wat na 6—8 dagen niet geoxydeerd of uitgetrokken was, kon ik door een langer bleeken evenmin vernietigen. Wel echter kon ik het proces door verwarming bevorderen; ik plaatste daartoe in den winter de praeparaten eenvoudig op een zinken bak op de kachel, en zorgde slechts ze weg te nemen, als de vloeistof soms begon te koken.

Na acht tot tien dagen werd de alcohol met het bleekmiddel afgegoten en werden de praeparaten in verschen spiritus gebracht, die na eenige dagen nog een of twee maal door nieuwen vervangen werd.

De praeparaten lijden door deze behandeling niet, terwijl zij door chloorkalk uiterst bros worden.

Uit deze mededeelingen blijkt, dat bruine praeparaten in vele gevallen door behandeling met chloorzure kali en zwavelzuur voldoende gebleekt kunnen worden. De methode is echter omslachtig en voor een aantal plantensoorten onvoldoende. Het verdient daarom verreweg de voorkeur, het ontstaan der bruine kleurstoffen terstond bij het maken van praeparaten te voorkomen.

Uittrekken van versche plantendeelen met verdunde zuren. De proef met het sap van *Pelargonium zonale*, dat zich in zuren toestand aan de lucht niet kleurde, na neutralisatie echter blauw werd, wijst ons den weg aan, om de chromogenen uit de cellen te verwijderen, zonder dat zij zich oxydeeren kunnen [1]). Wij moeten trachten, de oxydatie door toevoeging van een zuur te voorkomen. Ik heb daarom bladeren van verschillende planten, die in alcohol bruin plegen te worden, levend in een verdund zuur gebracht, en nagegaan of daardoor het bruin worden kon worden belet. Als zuren gebruikte ik zoutzuur en zwavelzuur. De uitkomst heeft tot nu toe geheel aan mijne verwachting beantwoord. De praeparaten worden toch, na deze behandeling, door alcohol gewoonlijk even volkomen ontkleurd, alsof zij versch in kokenden alcohol gebracht waren.

Het uittrekken met verdunde zuren kan op tweeërlei wijzen geschieden:

1⁰ in water,

2⁰ in alcohol.

Voor verreweg de meeste bladeren en voor stengels verdient de eerste wijze de voorkeur, voor teedere organen, b.v. zeer dunne bladeren, en vooral voor bloemen, de laatste.

In de eerste plaats bespreek ik het uittrekken van bladeren met eene verdunde waterige oplossing van zoutzuur of zwavelzuur.

---

1) Brengt men bladeren van *Pelargonium grandiflorum* in verdunden ammoniak (0.2 Aeq.) zoo neutraliseert deze het zuur en zij worden blauwachtig zwart; zij behouden deze kleur, zoo men ze nu verder met alcohol uittrekt. Worden zij levend in alcohol gebracht, zoo kleurt hun zuur het bladgroen geel, en belet het de oxydatie der chromogenen. Evenzoo worden de sterk zure bladeren van *Begonia metallica*, *B. phyllomaniaca* en andere soorten van dit geslacht, versch in alcohol gebracht, volkomen gebleekt, terwijl zij min of meer donkerbruin worden, zoo men ze eerst in ammoniakwater van de zooeven genoemde sterkte dompelt, en eerst na 24 uur hieruit in alcohol overbrengt. In deze gevallen belet dus het plantenzuur het bruin worden.

Voor mijne proeven gebruikte ik voornamelijk *Sparmannia africana*. Elk blad werd overlangs in twee helften geknipt, waarvan de eene voor de proef, de andere voor contrôle diende. Dit is volstrekt noodig, omdat niet alle bladeren der zelfde plant in alcohol even bruin worden. Bij elk half blad werd ook de helft van den bladsteel gevoegd. De bladeren werden terstond in cilinderglazen gebracht, en opgesteld, alsof zij voor blijvende praeparaten moesten dienen. Na twee dagen werd de zure vloeistof afgegoten en door spiritus van 75—80 pCt. vervangen, om het, nu fraai geel geworden bladgroen uit te trekken. Deze spiritus werd van tijd tot tijd ververscht, tot dat alle bladgroen verwijderd was. Om volkomen zeker te zijn, dat alcohol geen kleurstof meer kon uittrekken, werd dan het blad, aan het eind der proef, dus meestal na 14 dagen, eenigen tijd in kokenden alcohol gehouden.

Volgens deze methode bestudeerde ik in de eerste plaats den invloed van de concentratie van het zuur. Ik gebruikte het gewone sterke zoutzuur uit den handel en voegde bij 100 CC. duinwater daarvan 0.5, 2, 5, 10, en 25 CC. toe. In elk dezer oplossingen bleef een half blad en een halve bladsteel twee dagen; na het uittrekken met alcohol waren die, welke uit de vier laatste mengsels gekomen waren, alle volkomen ontkleurd en even wit, terwijl het blad en de bladsteel, die met 0.5 CC. HCl op 100 CC. behandeld waren, mij toeschenen iets minder volkomen ontkleurd te zijn. Ik koos dus voor alle verdere proeven eene concentratie van 2 CC. HCl op 100 CC. water (d.i. dus van ongeveer 0.2 Aeq.) Een nauwkeurige afmeting van het zuur is echter, zooals blijkt, geheel overbodig.

Een tweede vraag was deze: hoe lang moeten de bladeren in het zure vocht blijven, voor men dit door alcohol mag vervangen. Het antwoord hierop is gemakkelijk te geven. Aan de verandering toch van de groene kleur in een gele kan men zien, hoever het zuur in het blad is doorgedrongen, en het is duidelijk, dat deze kleursverandering overal moet hebben plaats gevonden, voordat men de inwerking als afgeloopen beschouwen mag. Bij de bladeren der meeste planten o.a. van *Sparmannia*, is dit nu na eenige uren (meestal 5—10 uur), en ten minste na 24 uren het geval, bij leerachtige bladeren duurt het echter langer. In een stukje blad van *Ficus elastica* van ruim 5 c.M. in 't vierkant was na 4 dagen het zuur nog niet overal doorgedrongen; in het midden was nog een vrij groote groene plek.

Door eene versterking van het zuur, b.v. tot 10 pCt. kan men

het indringen eenigzins versnellen, doch zonder dat dit zelfs bij leerachtige bladeren eenig wezenlijk nut geeft. Is het zuur niet overal ingedrongen, zoo worden de groen gebleven plekken later in den alcohol bruin.

Een verblijf van verscheidene dagen in het verdunde zuur (2 pCt.) schijnt de bladeren in het geheel niet te schaden; dit levert bij de gewone wijze van bereiden van praeparaten een groot gemak op.

Behalve van *Sparmannia africana* werd van de volgende planten, wier bladeren in alcohol bruin plegen te worden, eene bladhelft eerst twee dagen met zoutzuur (2 CC. op 100 CC. duinwater), uitgetrokken en daarna in alcohol ontkleurd, terwijl de andere bladhelft terstond in alcohol kwam. De eerste werd steeds kleurloos, de laatste bruin. De gebruikte soorten waren *Heliotropium peruvianum, Ruellia lactea, Ficus ulmifolia, Echium strictum, Miconia Lindenii* en *Peperomia Verschaffelti.*

Minder volkomen is het resultaat, zoo men leerachtige bladeren gebruikt. Wel worden deze zeer veel bleeker dan zonder de voorafgaande behandeling met een zuur, doch volkomen even kleurloos, als bij indompeling in kokenden alcohol worden vele niet. Zoo b.v. *Ficus elastica* en *Rhododendron hirsutum.* De bladeren van *Viscum album* worden bij beide wijzen van behandeling geel, doch bij de eerste niet zoo zuiver geel als bij de tweede. Versterking van de concentratie van het zuur tot 10 CC. op de 100 CC. water bracht hierin bij de drie genoemde soorten geen verandering. Daar echter juist leerachtige bladen, versch in alcohol gebracht, zeer donkerbruin plegen te worden, is de voorafgaande behandeling met dit zuur hier toch steeds aan te bevelen, zoo men ten minste de praeparaten niet liever koken wil.

Gebruikte ik zwavelzuur (2 CC. op de 100 CC. water) in plaats van zoutzuur, zoo kreeg ik even goede resultaten. Bladhelften van *Sparmannia africana, Ruellia lactea,* en *Heliotropium peruvianum* werden hierdoor, bij de daarop volgende behandeling met alcohol, volkomen ontkleurd, terwijl de andere helften der zelfde bladeren, versch in alcohol gebracht, bruin of zwart *(Ruellia)* werden. Bladstukken van *Philodendron pertusum* werden volgens de eerste behandeling bijna kleurloos, terwijl ik door indompeling in alcohol hiervan lichtbruine praeparaten kreeg.

Gelijksoortige resultaten kan men ook met andere zuren, b.v. met azijnzuur en zuringzuur, verkrijgen.

De tweede wijze, waarop plantendeelen met verdunde zuren

kunnen uitgetrokken worden, bestond in de toevoeging van het zuur aan den alcohol. Deze behandeling is in al die gevallen boven de eerste te verkiezen, waarin de plantendeelen in de waterige oplossing zoo slap worden, dat zij later in den alcohol hun oorspronkelijken, natuurlijken stand niet weer kunnen hernemen. Zij vindt dus in het algemeen op teêre plantendeelen aanwending, en met name op bloemen. Nu worden wel is waar de meeste bloemen in spiritus niet bruin, maar er zijn er toch, die daarin een zeer onoogelijke kleur aannemen. Zoo b.v. die van *Sparmannia africana*, die lichtbruin, en die van *Camellia japonica*, die vrij donkerbruin worden. Brengt men deze bloemen echter versch in spiritus, die op 100 CC. 2 CC. sterk zoutzuur of sterk zwavelzuur bevat, zoo ontstaat de bruine kleur niet, en zoo men na een of twee dagen de zure vloeistof door gewonen alcohol vervangt, en dezen van tijd tot tijd ververscht, krijgt men volkomen kleurlooze praeparaten.

B e h a n d e l i n g d e r p r a e p a r a t e n. Vatten wij ten slotte de praktische resultaten van dit onderzoek in korte woorden samen. De voorgestelde methode om het bruin worden van plantendeelen in spiritus te voorkomen, bestaat hierin, dat de plantendeelen eerst een of twee dagen (n.l. tot al het bladgroen geel is geworden) met verdunde zuren (omstreeks 2 CC zoutzuur of zwavelzuur op 100 CC) worden uitgetrokken. Gewoonlijk gebruik ik het zuur in een waterige, voor teederder organen, b.v. bloemen, echter in een alcoholische oplossing. Na deze behandeling worden de plantendeelen in gewonen spiritus gebracht, dien men van tijd tot tijd ververschen kan, tot het praeparaat geheel ontkleurd is.

Is het praeparaat bestemd om als vertoonstuk te dienen, zoo breng ik de plantendeelen terstond in het cylinderglas, waarin ze later zullen bewaard worden, en schik ze daarin terstond zoo, als later bij het gebruik wenschelijk zal zijn. Het uittrekken met het zuur vermeerdert dan de manipulatien in het geheel niet, ten minste als men gewoon is den spiritus te ververschen, tot deze geheel kleurloos blijft. Daarenboven kan men veilig alle plantendeelen met het zuur uittrekken, zonder vooraf na te behoeven te gaan, of zij zonder deze behandeling bruin zouden worden of niet.

Het is duidelijk, dat deze methode, tenminste zoo men dikwijls in de gelegenheid is om nieuwe praeparaten aan zijne collectie toe te voegen, verreweg de voorkeur verdient boven het indompelen der versche plantendeelen in kokenden alcohol.

Zijn de plantendeelen bestemd om later voor microscopisch onderzoek te dienen, zoo kunnen zij in de meeste gevallen met voordeel aan de voorgestelde behandeling onderworpen worden. Algemeen geldt dit, waar het microscopisch onderzoek op de weefsels of de celwanden betrekking heeft. Ook de zetmeelkorrels worden door het verdunde zuur in dien korten tijd niet merkbaar veranderd. Wenscht men de kristallen van zuringzure kalk onaangetast te laten, zoo kan men het minerale zuur door azijnzuur vervangen.

Tot de planten, die in spiritus het ergst bruin worden, behooren zonder twijfel *Monotropa hypopitys* en de *Orobanche's*. Ik hoop in dezen zomer te onderzoeken, of ook van deze gewassen met mijne methode kleurlooze praeparaten kunnen worden verkregen, en behoud mij voor, dan op dit onderwerp terug te komen.

(Maandblad voor Natuurwetenschappen, 1886, No. 1.)

OVER HET BEWAREN VAN PLANTENDEELEN IN SPIRITUS.

Aan het slot van mijn opstel over het bruin worden van plantendeelen in spiritus, heb ik beloofd, mijne verdere ervaringen over het gebruik van zoutzuur als middel daartegen, aan het einde van den zomer mede te deelen. Ik wensch thans aan die belofte te voldoen.

Toen gebruikte ik het zoutzuur op tweeërlei wijze. Sommige plantendeelen bracht ik eerst in eene verdunde oplossing van dit zuur in water, en nadat zij hierin 1 of 2 dagen gebleven waren, in alcohol. Andere bracht ik levend in alcohol, waaraan het zoutzuur was toegevoegd. Allengs heeft de ervaring, zoowel door anderen als door mij zelven opgedaan, mij er toe geleid, de eerste methode geheel op te geven, en alle plantendeelen, die ik in spiritus bewaren wil, terstond te brengen in sterken, liefst in absoluten alcohol, waaraan op de 100 deelen twee deelen sterk zoutzuur van den handel zijn toegevoegd.

Tevens is mij gebleken, dat deze behandelingswijze nagenoeg altijd aan het beoogde doel beantwoordt. Een honderdtal praeparaten van verschillende plantensoorten, die ik in dezen zomer aan mijne verzameling heb toegevoegd, kan dit bewijzen. Nu eens is de kleur zuiver wit, dan weer bleekgeel, nooit wordt zij bruin. Daarentegen blijven deelen, die vóór het brengen op spiritus reeds bruin waren, deze kleur behouden, b. v. doode schubben, toppen van doornen en stekels, de plaatsen op vruchten waar de bloemdeelen gezeten hebben enz. Deze omstandigheid is een niet te miskennen voordeel mijner methode, zij geeft aan de praeparaten iets meer teekenachtigs en maakt ze in vele gevallen duidelijker dan zij in volkomen kleurloozen toestand zouden zijn.

Monotropa hypopitys en *Orobanche*, die ik in mijn vorig opstel noemde als criteriën voor de bruikbaarheid mijner methode, hebben geheel aan mijne verwachting voldaan. Zoowel volgens de thans afgeschafte behandelingswijze met zoutzuur in water, als bij indompeling in alcohol, vermengd met twee volumina sterk zoutzuur, vertoonden zij geen spoor van het ontstaan eener kleurstof, terwijl exemplaren, welke ter vergelijking in gewonen, neutralen alcohol gebracht waren, zich donker kleurden, die van

Monotropa hypopitys blauwzwart, die van *Orobanche Galii* bruin. Evenzoo bleven appels, waarvan iedereen weet, dat zij, na doorgebroken of doorgesneden te zijn, aan de lucht bruin worden, in zoutzure vloeistof kleurloos.

De toevoeging van zoutzuur aan den spiritus schijnt de praeparaten hoegenaamd niet te schaden. Zij kunnen weken, ja maanden lang in het zure vocht blijven, zonder dat men daarvan eenig ongunstig gevolg bespeurt. Waarschijnlijk zou het zoutzuur op den duur zonder nadeel in de vloeistof, waarin de praeparaten bewaard worden, kunnen blijven.

In waterige oplossingen heeft het zoutzuur daartegen wel een schadelijke werking. In de eerste plaats worden jonge saprijke plantendeelen daarin zoo slap, dat het moeilijk is ze goed in den alcohol over te brengen. Daarom raadde ik reeds in mijn eerste opstel aan, slechts hardere deelen op die wijze te behandelen. In de tweede plaats gebeurt het maar al te vaak, dat het zuur het verband tusschen de bladeren en den tak, waaraan zij zitten, zóó verzwakt, dat de eerste bij het minste schudden der vloeistof afbreken. Ook in andere gevallen bespeurt men zulk eene macereerende werking. In de alcoholische oplossing heeft het zoutzuur, zoover mijne ervaring reikt, dezen invloed niet.

De genoemde redenen zullen, meen ik, wel iedereen, die van mijne methode gebruik wil maken, doen besluiten om daarbij uitsluitend de alcoholische zoutzuur-oplossing te kiezen.

De vraag is bij mij gerezen, of ook met eene geringere toevoeging van zoutzuur het doel te bereiken zou zijn. Ik heb daarom gedurende eenigen tijd gebruik gemaakt van absoluten alcohol, waarmede op de 100 deelen slechts een half deel sterk zoutzuur gemengd was. Doch de uitkomst was niet bevredigend. Wel werden vele praeparaten in deze vloeistof kleurloos, doch andere kleurden zich min of meer bruin. Ik heb toen een aantal proeven met *Sarothamnus scoparius* genomen. Als men bloeiende takken van deze plant in gewonen spiritus brengt, worden de takken zelven, de bladeren en de kelk der bloemen zwart, terwijl de kroon, na uitwasschen der oplosbare kleurstoffen, wit is. In alcohol gebracht, die 0.02 deelen zoutzuur bevat (0.2 Aeq.), wordt alles, na het uittrekken, kleurloos. Met deze twee uitersten heb ik nu bloeiende takken vergeleken, die levend in alcohol gedompeld waren, waaraan ½ en waaraan 1 deel sterk zoutzuur op de 100 deelen was toegevoegd. Zij bleven hierin 24 uur, en werden daarna gedurende 14 dagen met gewonen alcohol uitge-

wasschen, tot deze geen kleurstof meer uittrok. De beide, zoo verkregen praeparaten stonden, wat hunne kleur betreft, tusschen de beide zooeven beschreven uitersten in. Die met alcohol en ½ deel zoutzuur behandeld waren, waren in bijna alle deelen, behalve de bloemkroon, lichtbruin, slechts de allerjongste internodiën en blaadjes waren wit of bijna wit. Die in alcohol en 1 deel zoutzuur gedompeld geweest waren, waren grijs, de jongste stengeldeelen en blaadjes wit; de witte kleur strekte zich over iets oudere deelen uit dan het vorige praeparaat. Deze proeven heb ik herhaald met alkohol van 50% en met dezelfde zoutzuurgehalten (0, ½, 1 en 2 dln. op de 100). Het resultaat was ongeveer hetzelfde, de ontkleuring bij gelijk zoutzuurgehalte eerder onvollediger dan beter, in vergelijking met den absoluten alcohol.

Mededeeling verdient ook, zoowel uit een praktisch als uit een theoretisch oogpunt, het feit, dat de roode kleurstof, die de zoutzure alcohol uit roode, uit blauwe en uit verscheidene niet of ternauwernood roodgekleurde plantendeelen trekt, bij het bewaren der praeparaten aan het licht allengs in eene kleurlooze of bleekgele verbinding overgaat.

Sommige soorten van het geslacht *Boletus* vertoonen het merkwaardige verschijnsel, dat zij, als men ze doorbreekt, op de breukvlakte eerst wit of lichtgeel zijn, doch allengs, in weinige seconden, donkerblauw worden. Zoutzuur belet deze kleursverandering. Breekt men zulk een *Boletus* door, en dompelt men terstond de eene helft in eene oplossing van de gebruikelijke sterkte (bv. 0.2 Aeq. in water) zoo blijft deze lichtgeel, terwijl de helft, die men in de lucht hield, blauw wordt. Snijdt men dezen zwam door met een mes, dat met slappe zoutzuur bevochtigd is, dan blijft de snijvlakte lichtgeel. Aan de lucht blauw geworden deelen hernemen de bleekgele kleur weer in het zoutzuur, en blijven daarin dagen lang hun natuurlijke kleur behouden.

De eenige plant, op welke mijne methode niet toepasselijk gebleken is, is tot nu toe *Aucuba japonica*. Hare bladeren worden in alcohol bruin of zwart, ook wanneer die alcohol de gewone hoeveelheid zoutzuur bevat. De oorzaak hiervan is echter niet gelegen in een afwijkend gedrag van de chromogenen tegenover zoutzuur. Dit blijkt, wanneer men smalle strooken met een scherpe schaar uit bladeren knipt, en deze in den zoutzuren alcohol brengt. Het zuur dringt dan door de wondvlakte ongestoord naar binnen, en de strooken worden geheel, of als zij te breed zijn, langs hun rand, even kleurloos als Aucuba-bladeren,

die men levend in kokenden alcohol brengt. In gunstige gevallen worden zij zuiver wit. Dat dit resultaat bij het brengen van geheele bladeren of groote gedeelten daarvan in zoutzuren alcohol niet bereikt wordt, moet zonder twijfel aan de moeilijke doordringbaarheid van de leerachtige opperhuid worden toegeschreven. Men ziet toch het bladmoes vleksgewijze bruin worden, vóórdat het die donkere tint aanneemt, die het binnendringen van vocht in de intercellulaire ruimten aanwijst. De cellen sterven dus, voordat de zoutzure alcohol ze bereikt; de bruinkleuring, die onmiddellijk op den dood pleegt te volgen, kan dus door het nog niet binnengedrongen zoutzuur niet voorkomen worden. Ik heb getracht, door een grooter gehalte van den alcohol aan zoutzuur betere uitkomsten te verkrijgen, doch zonder gevolg. Evenmin kon ik deze met verschillende waterige oplossingen van zoutzuur erlangen.

Eene merkwaardigheid van de *Aucuba japonica* is ook nog, dat de zoutzure vloeistoffen uit hare bladeren een stof uittrekken, die in deze vloeistoffen zelve aanleiding geeft tot het ontstaan van een vrij aanzienlijken zwarten neerslag; iets wat ik tot nu toe bij geen andere plantensoort gezien heb.

Praeparaten van *Aucuba japonica* raad ik dus steeds door indompelen in kokenden alcohol kleurloos te maken.

Als aanhangselen tot dit opstel wensch ik nog een paar punten te bespreken, die, naar ik meen, van belang kunnen zijn voor hen, die praeparaten van plantendeelen plegen te maken.

I. Andere methoden voor het bewaren van plantendeelen. Omtrent deze wensch ik hier in het kort het een en ander aan te stippen.

Picrinezuur in verzadigde oplossing in water, (omstreeks 1%) is een zeer gemakkelijk middel. Men plaatst het plantendeel in duinwater en strooit hierop een weinig van het gele kristallijne poeder. Men kan dit vocht eenige malen ververschen, zoo dit noodig is. Het picrinezuur heeft het voordeel, dat de groene kleur duidelijk herkenbaar blijft, en is dus voor bonte plantendeelen, vergroende bloemen en dergelijke gevallen aan te bevelen. De gele kleur der vloeistof en vooral het slap worden van weeke plantendeelen beperken echter zijne aanwending.

Zwaveligzuur werd door Dr. Beijerinck met gunstig gevolg voor het maken van kleurlooze praeparaten gebruikt. Het zuur werd daartoe in gasvormigen toestand door den alcohol geleid, tot deze

daarvan een aanzienlijk bedrag had opgenomen. De praeparaten worden niet altijd volkomen kleurloos, doch in sommige gevallen bleeker dan de met zoutzuur behandelde.

Glycerine werd door den Heer M. ROMEIN gekozen. Deze vermeldt daaromtrent in het *Weekblad voor Pharmacie* (IV No. 23, 5 Juni 1886) het volgende: In het begin van Juli van het vorige jaar werden bloeiende stengels en takken van enkele planten in flesschen gedaan, waarna deze met glycerine werden gevuld. Thans, dus na elf maanden, zien zij er nog zeer goed uit; de glycerine is daarbij bijna geheel kleurloos gebleven. De kleur der bloemen is daarbij in sommige gevallen uiterst fraai bewaard, in andere verflauwd, doch nog duidelijk herkenbaar. Van het eerste geven donkerblauwe Pensées, van het andere de goudsbloem, de *Valeriaan*, de *Digitalis*, en de *Weigelia amabilis* voorbeelden. De teedere bloemkronen zijn echter door onttrekking van water slap en rimpelig geworden; de vorm is daarom niet zoo fraai als in praeparaten op spiritus. Het best voldeed glycerine van 1.265 spec. gew., minder goed die van 1.230 s. g.

De Heer ROMEIN had de goedheid mij zijne flesschen toe te zenden en mij daardoor in staat te stellen zijne resultaten te beoordeelen. Thans, nu zij dus reeds 15 maanden oud zijn, past de door hem gegeven beschrijving nog ten volle; vooral de kleur der violen overtreft alle verwachting. Ik mag echter niet verzwijgen, dat het mij voorkomt, dat deze uitkomst slechts op een aanzienlijke vertraging, en geenzins op een totale verhindering van het kleurstof-verlies door diffusie berust. Met andere woorden, ik kan de vrees niet onderdrukken, dat de *Valeriaan* en de *Digitalis* met de overige van nature zwak gekleurde bloemen, die nu reeds veel bleeker zijn dan in den beginne, na eenigen tijd geheel kleurloos zullen worden, en dat ook de Pensées op den langen duur aan dit lot niet zullen kunnen ontsnappen. Doch aarzel ik niet, de methode van den Heer ROMEIN, met name voor zeer donkergekleurde bloemen, aan te bevelen.

II. Over het bros worden van praeparaten in spiritus. Iedereen weet, dat plantendeelen, die men levend en in frisschen toestand in sterken alcohol brengt, hierin niet alleen volkomen stijf, maar tevens uiterst bros worden. De toevoeging van de gebruikelijke hoeveelheid zoutzuur brengt hierin geene verandering.

Wil men zulke praeparaten uit de flesch, waarin zij zich bevinden, in een andere brengen, zoo loopt men groot gevaar, dat

er deelen afbreken. Om dit te voorkomen vervangt men eerst den alcohol door water; het praeparaat wordt dan in een half uur of enkele uren zoo buigzaam, dat men het zonder gevaar, ook in een nauwere flesch, kan plaatsen; ja men kan het buigen en uitspreiden zooals men wil, om de onderdeelen beter in het oog te doen vallen.

Op deze wijze kan men ook spiritus-praeparaten zonder hun glaswerk en spiritus verzenden. Men laat ze daartoe zoo kort mogelijk in het water; als zij slap zijn, wikkelt men ze voorzichtig in nat filtreerpapier en dit zoo noodig in watten; daarna kan men door perkamentpapier of iets anders de verdamping zoodanig belemmeren, dat zij nog vochtig op de plaats hunner bestemming aankomen. Hier moeten zij dan terstond weer in alcohol geplaatst worden.

In den nieuwen alcohol hernemen de praeparaten hunne vroegere stijfheid wel grootendeels, doch niet geheel, en vooral worden zij niet zoo bros, als zij vroeger waren. Dit gaf mij aanleiding om na te gaan, wat de oorzaak van het bros worden der praeparaten is. Deze vraag is, zoover mij bekend, in de botanische literatuur nog niet behandeld [1]).

De uitkomst van mijne proeven is, dat plantendeelen, die in turgescenten toestand in sterken alcohol gedompeld worden, niet het vermogen hebben de spanningen tusschen de verschillende weefsels te vereffenen, voor zij door den alcohol worden verhard. Deze spanningen worden dus, om het zoo eens uit te drukken, gefixeerd, en dit is de oorzaak der brosheid.

Men kan zich van de juistheid dezer verklaring door verschillende proeven overtuigen.

1° Heft men eerst den turgor en de weefselspanning op, voordat men de plantendeelen in sterken alcohol brengt, zoo worden zij niet bros, en nooit zoo stijf, als wanneer zij levend in alcohol gedompeld worden. Ik zag dit steeds, als ik praeparaten, volgens mijne eerste methode, eerst met een waterige oplossing van zoutzuur behandelde en daarna in alcohol plaatste.

2o. Splijt men een groeienden stengeltop door eene kruissnede in vier ongeveer gelijke strooken, zoo krommen zich deze, daar

---

1) SACHS schrijft de werking van alcohol als „formerhaltendes Conservirungsmittel" daaraan toe, dat hij „an die Stelle des Wassers der Zellhäute tritt, in dem er die Zusammenziehung der Moleküle derselben verhindert". *Arb. d. bot. Instituts in Würzburg*, Bd. II, S. 306 en *Vorträge über Pflanzenphysiologie* S. 263.

het merg zich uitzet en de opperhuid inkrimpt. Indompelen in water versterkt deze kromming zeer aanzienlijk; dooden der plantendeelen, b.v. in heet water, heft de kromming op. Dompelde ik echter de strooken, terstond na het maken der kruissnede in sterken alcohol, zoo zag ik ze hier, tegen mijne verwachting, zich eveneens sterker oprollen. Strooken van 8 cm. lengte rolden zich daarbij tot twee en meer geheele windingen op (Stengels van *Lapsana communis, Lychnis vespertina,* bloemstelen van *Plantago lanceolata, Taraxacum officinale, Ranunculus bulbosus* en *Iris Pseudacorus).* Ik zag daarbij kleine luchtbellen in groot aantal uit de strooken te voorschijn komen en kon daaruit afleiden, dat de alcohol capillair in de intercellulaire ruimten binnendrong. De strooken ontrolden zich later niet weer, doch bleken weldra, met hare windingen, volkomen verstijfd te zijn.

3°. Om de oorzaak van dit verschijnsel nauwkeurig te leeren kennen isoleerde ik het merg uit een jongen groeienden bloemsteel van *Iris Pseudacorus.* Het stuk had een lengte van 8.0 cm., werd terstond in absoluten alcohol gedompeld en van tijd tot tijd gemeten. De lengte bedroeg:

Bij het begin	8.0 cM.
Na ½ minuut	8.1 „
Na 1½ minuut	8.1 „
Na 4 minuten	8.0 „
Na 10 minuten	7.9 „
Na 1 uur	7.9 „

Een tweede mergstuk verlengde zich eerst tot 8.2 cM. en kromp toen niet verder dan tot op de oorspronkelijke lengte (8.0 cM.) in.

Beide mergstukken werden nu in water gebracht, en krompen hier in één uur tot op 7.5 en 7.6 cM. in. Daarna wederom in absoluten alcohol gebracht, zetten zij zich niet uit, maar krompen nog meer in, namelijk in één uur tot 7.3 en 7.4 cM. In het water waren zij slap geweest, in den alcohol werden zij, trots de verkorting, weer vrij stijf. Nogmaals in water gebracht, namen zij elk 0.1 cM. in lengte toe.

Gaan wij thans na, wat deze beide laatste proeven ons leeren. Wanneer men het merg uit een groeienden stengeltop geïsoleerd heeft, en dit op een der gewone wijzen doodt, b.v. door indompelen in kokend water of in een vergiftige oplossing (b.v. slap zoutzuur) zoo krimpt het steeds in, en wel ongeveer tot een gelijk

bedrag als de inkrimping in onze beide proeven bij het uitwasschen van den alcohol bedroeg. Deze verkorting is een gevolg van de vernietiging van den turgor en is juist even groot als in het levend merg de uitrekking der celwanden door dezen turgor was. Had in onze beide proeven de alcohol de cellen alleen gedood, en daardoor den turgor opgeheven, zoo hadden de mergstukken zich in den alcohol even sterk moeten verkorten als in andere vergiften. Nu dit niet geschied is, blijkt, dat de alcohol de verkorting belet heeft, en deze conclusie vindt hare bevestiging in de omstandigheid, dat de verkorting intrad, zoodra de alcohol door water werd vervangen.

Hoe kan nu de verstijving der celwanden door den alcohol de elastische samentrekking voorkomen? Hiertoe beschouwen wij de afzonderlijke concentrische lagen, waaruit de mergcylinder bestaat. De alcohol dringt eerst in de buitenste in, en pas langzamerhand in de binnenste. Op het oogenblik dat de buitenste cellen gedood worden, verkeeren de binnenste nog in vollen turgor. Terwijl nu de alcohol zich met den celinhoud der gestorven cellen mengt, en hier dus zeer verdund is, zouden de gespannen wanden dezer cellen zich zonder twijfel elastisch samentrekken, doch zij worden daarin door hun verband met het centrale, nog levende gedeelte verhinderd. Zij blijven dus uitgerekt, nu niet meer door hun eigen celvocht, maar door het centrale merg. In dezen uitgerekten toestand vervangt nu allengs de alcohol het in hen bevatte water en worden zij dus verstijfd. Dringt nu later de alcohol in het centrale deel binnen, zoo gebeurt hier weer hetzelfde, alleen met dit verschil, dat de verhindering der contractie nu door de verstijfde buitenste lagen van cellen, in plaats van door de centrale nog levende elementen bewerkt wordt.

En dat deze verklaring juist is, blijkt uit het feit, dat de mergstukken zich tijdens het eerste indringen van den alcohol nog verlengen. Dit toch kan alleen op eene verhooging van den turgor van het centrale gedeelte berusten. Ik herinner hierbij aan een proef van SACHS, die een dergelijk mergstuk, dat door verwelken slap geworden was, in een glazen buis bracht en deze hermetisch sloot. Na eenigen tijd was het merg volkomen stijf geworden, ofschoon het geen water had kunnen opnemen. Doch de buitenste cellen waren gestorven en haar vocht was door de binnenste opgezogen; dit was de oorzaak der stijfheid. In deze proef waren de mergstukken dan ook, evenals in mijne proeven, langer geworden.

Het opkrullen van strooken na rosetsplijting (Proef I) vindt nu

van zelf zijne verklaring. Ook hier vond een uitzetting van een deel van het merg plaats, terwijl een ander deel door den alcohol gedood werd, en ook hier werden de wanden ten slotte in gespannen toestand verstijfd.

Als zulk een mergstuk of strook uit den alcohol in water gebracht wordt, en de verstijving ophoudt, moeten de celwanden zich natuurlijk elastisch samentrekken, en als zij dan weer in alcohol komen, is het even natuurlijk dat zij hun oorspronkelijken toestand niet meer zullen hernemen, daar de oorzaak der uitrekking voor altijd verdwenen is.

Onze conclusie is dus de volgende. Het dompelen van plantendeelen in vollen turgor in alcohol doet de celwanden in uitgerekten toestand verstijven; eerst het uitwassen van den alcohol geeft gelegenheid tot inkrimping. Slap in alcohol gebracht, of na uitwasschen van den eersten alcohol met water, wederom in alcohol gebracht, worden de plantendeelen wel vrij stijf, doch niet bros; zij blijven dan min of meer buigzaam. De brosheid is dus het gevolg daarvan, dat de wanden in uitgerekten toestand verstijfd zijn, dat hunne wederzijdsche spanningen bij het vervangen van hun imbibitie-water door alcohol niet zijn vereffend.

In verband met deze uitkomst heb ik nagegaan, of men het bros worden van plantendeelen kan voorkomen door ze levend in alcohol van 60—80%, in plaats van in die van 97%, te brengen, en of men de brosheid kan opheffen door de praeparaten uit den sterken spiritus in alcohol van 60—80%, in plaats van in water te brengen. Beide reeksen van proeven vielen echter in vele gevallen in ontkennenden zin uit, zoodat het gebruik van spiritus van de genoemde sterkte geen zeker voorbehoedmiddel tegen de brosheid is.

Het indompelen der levende plantendeelen in sterken alcohol blijft dus aanbevelenswaardig, en evenzoo blijft het uitwasschen van dien alcohol met water of zeer slappen alcohol het beste middel om de brosheid op te heffen.

(Maandblad voor Natuurwetenschappen, 1886, No. 5 en 6.)

OVER HET BEWAREN VAN PLANTENDEELEN IN ZUREN ALCOHOL.

Vele plantendeelen nemen, wanneer zij levend in alcohol gebracht worden, bij het sterven een onoogelijke bruine kleur aan. Menig praeparaat, dat anders een sieraad der collectie zou zijn, verliest daardoor alle aanspraak op fraaiheid. Wel kan men dit bruinworden voorkomen door de plantendeelen levend in kokenden alcohol te dompelen, of de bruine stoffen door behandeling met zwaveligzuur of met chloorzure kali en zwavelzuur grootendeels ontkleuren, doch deze middelen zijn te tijdroovend, om bij het aanleggen eener groote collectie regelmatig gebruikt te worden. Daarenboven is de ontkleuring in de laatstgenoemde gevallen dikwijls slechts een zeer gebrekkige.

Om deze redenen heb ik gezocht naar een middel, om zonder eene belangrijke vermeerdering der manipulatiën, het bruinworden van praeparaten te beletten[1]). Ik heb dit middel gevonden in de toevoeging van een zuur aan den alcohol. Ik gebruik gewoonlijk zoutzuur, en meng 2 deelen van het sterke zuur van den handel met 100 deelen alcohol. Maakt men eens voor altijd op een cilinderglaasje een merk voor de hoeveelheid zoutzuur, die men aan een bepaald volumen spiritus moet toevoegen, zoo behoeft men slechts telkens bij het vullen der voorraadflesschen er zulk een maatje zoutzuur bij te schenken. Ik bewaar b.v. mijn voorraad zuren alcohol in flesschen van twee liters inhoud, en heb daarom een maatje van 40 CC. gereedstaan. In den zuren alcohol brengt men de plantendeelen geheel op de gewone wijze, en behandelt ze dan verder eveneens juist zoo, als men dit anders pleegt te doen.

Men ziet dus, dat de bewerking eene zoo eenvoudige is, dat zij het maken van praeparaten niet noemenswaard omslachtiger of tijdroovender maakt. Daarbij komt, dat het er niets toe doet, of men de juiste maat van het zoutzuur neemt, dan wel een beetje te veel of te weinig. Slechts mag men daarbij zekere grenzen niet overschrijden, en ten minste niet tot 1½ of 1 volumen zoutzuur op de 100 volumina alcohol afdalen, anders loopt men gevaar,

---

1) Zie *Opera* IV, p. 485 en 494, waar eenige reeksen van proeven, als wetenschappelijke grondslag voor mijne methode, beschreven zijn.

dat het zuur voor sommige plantensoorten te slap wordt. Te veel zuur schaadt niet, zelfs eene verdubbeling der aangegeven hoeveelheid brengt geen gevaar, doch ook geen voordeel, mede.

Wil men den alcohol, na het uittrekken der kleurstoffen uit de planten, door distillatie ontkleuren, en voert men deze bewerking in een koperen distilleerketel uit, zoo is het wenschelijk het zuur vooraf, tenminste grootendeels, te neutraliseeren. Ik gebruik hiertoe ammoniak, en heb wederom een maatglaasje ingericht, waarop het volumen ammoniak van den handel is aangewezen, dat juist voldoende is, om twee liters van mijn zuren alcohol te neutraliseeren. Dit volumen bedraagt 48 CC. Een overmaat van ammoniak behoort vermeden te worden, deels omdat deze stof het koper aantast, deels omdat zij bij het distilleeren mede overgaat, en het distillaat dus alcalisch maakt. Zoo men den vuilen alcohol van de praeparaten in flesschen bijeen voegt, geschiedt het licht, dat zure en neutrale alcohol daarbij gemengd worden, en dat dus de toevoeging van het gebruikelijke volumen ammoniak den alcohol alcalisch maakt. Om dit te controleeren gebruik ik phenolphthaleïne, en wel, daar de alcoholische ammoniak-oplossing evenmin op dezen indicator als op lakmoes werkt, in sterke verdunning met water. Ik voeg aan $^{1}/_{4}$—$^{1}/_{2}$ liter water een paar druppels van het reagens toe, en meng er dan een scheutje van den te onderzoeken alcohol bij. Is deze zuur, zoo blijft het mengsel kleurloos, bevat hij ook slechts een geringe overmaat van ammoniak, zoo wordt het fraai paars gekleurd. Door toevoeging van druppels zoutzuur tot dat deze reactie juist ophoudt, kan men den alcohol voor de destillatie voldoende neutraal maken. Het spreekt van zelf, dat men het distillaat op de zelfde wijze controleeren kan; daarbij verdient opgemerkt te worden, dat de overtollige ammoniak met den eersten alcohol overgaat, en zich dus in dezen ophoopt; de later overgaande vloeistof is neutraal.

Voor de beoordeeling van de reactie van den alcohol kan men ook gebruik maken van Congo-papier. De roode kleur van dit papier wordt door zoutzuur in een blauwe veranderd, welke bij neutralisatie van het zuur door ammoniak weer voor de oorspronkelijke roode tint plaats maakt. Deze reactiën zijn, ook als het zuur en de basis in absoluten alcohol opgelost zijn, volkomen scherp. Alcohol, die half zooveel zoutzuur bevat, als de door mij voor het maken van praeparaten aanbevolen hoeveelheid (dus 10 CC. per liter of 0.1 Aeq.) kleurt rood Congo-papier zuiver blauw, en bij een tienvoudige verdunning (0.02 Aeq.) is de kleur-

verandering van het papier, hoewel zwak, toch nog duidelijk waarneembaar. Maakt men het roode papier blauw, door het even in eene zoutzuur-oplossing van hoogstens 0.1 Aeq. te dompelen en dan te drogen, zoo is het voor ammoniak voldoende gevoelig. Een grootere sterkte van het zuur zou de gevoeligheid verminderen. Het wijst dan geringe hoeveelheden vrijen ammoniak ongeveer even scherp aan, als de phenolphtaleïne-reactie. Het is echter noodig, dat de verkleuring terstond intrede, want op den duur diffundeert het in het papier bevatte zoutzuur in den alcohol, en herneemt het blauw gemaakte papier dus ook zonder ammoniak, zijn oorspronkelijke roode tint.

Het zoutzuur, dat in water ook in de aangegeven verdunning de plantendeelen sterk macereert, is in de alcoholische oplossing volkomen onschadelijk. Men kan de praeparaten maanden lang in den zuren alcohol laten, ja ze op den duur daarin bewaren, zonder dat dit eenig nadeel heeft. Het spreekt van zelf, dat ze er zoolang in moeten blijven, totdat de alcohol en het zuur alle cellen bereikt hebben, doch dit geschiedt meestal reeds in een halven dag, bij leerachtige bladeren soms eerst na eenige dagen. Men kan het voortdringen van het zuur aan de kleursverandering volgen, die het het bladgroen doet ondergaan, want het maakt dit geel. De blauwe kleur der bloemen wordt door het zuur natuurlijk in een roode veranderd.

Men kan de praeparaten in den zuren alcohol aan het licht ontkleuren. De ondervinding heeft mij geleerd, dat het daarbij, tenminste in den zomer, volkomen voldoende en in vele opzichten doelmatiger is, de voorwerpen niet aan het directe zonlicht bloot te stellen, maar ze eenvoudig, in een goed verlicht vertrek, dicht bij een venster te plaatsen. Het chlorophyl wordt dan allengs gebleekt, en ook de kleurstof van bloemen en vruchten vergaat langzamerhand. Soms wordt de alcohol volkomen helder (b.v. bij geheele planten van *Pinguicula vulgaris* en bij bloemen van *Cypripedium)*, meestal behoudt zij een lichtgele of lichtbruine tint. In het eerste geval is ververschen niet noodig, in het laatste echter wenschelijk. Voor dit ververschen kan men naar willekeur zuren of gewonen alcohol gebruiken; gemakshalve geef ik aan de laatste de voorkeur.

De stoffen, die de alcohol uit de plantendeelen uittrekt, gaan slechts langzaam, doch op den duur zeer volledig in dezen over. Laat men de voorwerpen dus gedurende een of meer maanden in de vloeistof, zoo geven zij daaraan hunne oplosbare deelen zoo

volkomen af, dat zij, na vervanging van den vervuilden alcohol door verschen, aan dezen geen kleurstoffen in merkbare hoeveelheid meer afstaan. Na eenmaal ververschen blijft de alcohol dus kleurloos. Om deze reden pleeg ik alle praeparaten, die ik in eenen zomer maak, zonder verversching van den alcohol tot den winter te bewaren, en ze dan alle tegelijkertijd van verschen alcohol te voorzien. Ook deze bewerking wordt daardoor tot den geringst mogelijken omvang teruggebracht.

Het bruin worden van plantendeelen bij den dood berust op de oxydatie van kleurlooze verbindingen, die in het celvocht opgelost waren, en die bij het sterven van het protoplasma met de zuurstof der intercellulaire lucht in aanraking komen. Verdrijft men deze lucht door koken of door uitpompen, zoo blijft de bedoelde kleursverandering achterwege. Door zuren wordt zij belet, door alcaliën bevorderd. De zuren kunnen echter slechts dan werken wanneer zij tot elke cel, vóór het oogenblik waarop deze sterft, in voldoende hoeveelheid doorgedrongen zijn. Vandaar, dat mijne methode bij plantendeelen met een dunne opperhuid de fraaiste resultaten geeft, en dat zij op enkele soorten met lederachtige bladeren (b.v. *Aucuba japonica*) niet met vrucht kan worden toegepast. Vandaar, dat somwijlen ook de ouderdom der bladeren van invloed is; zoo worden b.v. jonge bladeren van *Robinia Pseud-Acacia* volgens mijne methode geheel ontkleurd, terwijl oude bladeren der zelfde soort daarbij bruin worden. Doch de beide genoemde soorten zijn de eenige gevallen, waarin mijne methode tot nu toe niet het gewenschte resultaat gaf.

Afgestorven deelen plegen, ook als zij nog aan de levende plant bevestigd zijn, reeds een bruine tint aangenomen te hebben. Het is daarom van belang na te gaan, hoe zich deze kleur in den zoutzuren alcohol gedraagt. Zij berust op het ontstaan van een reeks van oxydatie-producten, die gezamenlijk schorskleurstoffen of phlobapheenen plegen genoemd te worden. Van deze zijn sommige zoowel in neutralen als in zuren alcohol oplosbaar, andere alleen in den zuren, en nog andere in beide onoplosbaar. Ook hier ontkleurt de zure alcohol in het algemeen dus sterker dan de gewone. De oplosbaarheid dezer stoffen schijnt echter niet zeer groot te zijn, tenminste gewoonlijk hebben zulke praeparaten eene meermalen herhaalde verversching van den alcohol (telkens na eenige weken) noodig, voor zij aan de vloeistof geen bruine kleurstof meer afstaan.

De onoplosbaarheid van vele phlobapheenen in den zuren

alcohol moet als een voordeel mijner methode beschouwd worden. Want dientengevolge behouden de bruine deelen in de praeparaten hun natuurlijke kleur, terwijl de bladeren en bloemen kleurloos worden. Hierdoor ontstaat eene tegenstelling, die de duidelijkheid der praeparaten verhoogt. Zoo ziet men b.v. op onrijpe, overigens geheel kleurlooze vruchten de plaatsen, waar de afgevallen bloemdeelen waren vastgehecht, als bruine lijnen en stippen scherp afgeteekend (b.v. *Evonymus japonicus*). Oude takjes worden bruin, terwijl de jonge, tijdens het leven nog groene deelen, wit worden. In bijna rijpe vruchten van *Begonia* kan men de bruine zaden door den kleurloozen vruchtwand heen zien, in de rijpe gallen van *Spathegaster baccarum* en *tricolor* ziet men het insect door de dikke, doch geheel doorschijnend geworden weefsellagen duidelijk liggen. De zwarte bracteeën in de aren van *Plantago lanceolata* behouden hare kleur, de kelkbladeren hare teekening. *Aecidium Berberidis* steekt in de praeparaten nog sterker tegen het nu kleurlooze bladweefsel af, dan op de levende bladeren. Andere voorbeelden zouden gemakkelijk bijeen te brengen zijn.

Gedurende ongeveer twee jaren heb ik thans mijne methode in toepassing gebracht, en daarmede eenige honderden praeparaten aan mijne collectie toegevoegd. Daarbij had ik de gelegenheid van tijd tot tijd opmerkingen te maken, waarvan ik er enkele hier meen te mogen mededeelen. Zoo bleek mij b.v., dat de ontkleuring dikwijls niet volledig is, zoo de plantendeelen in halfverwelkten toestand in den spiritus gebracht worden (b.v. *Rubus fruticosus*). Zoo ontstond in de bloemen en bloemstelen van *Phajus grandiflorus* ook in den zuren alcohol het indigo, en maakt dit het praeparaat, dat overigens volkomen kleurloos is, tot een uitstekend voorwerp ter demonstratie van dit verschijnsel. Zoo behielden de bloembladeren van *Pelargonium grandiflorum* op hun midden een donker paarse vlek, terwijl zij overigens kleurloos werden. In vele bleekroode plantendeelen neemt de roode kleur door het zoutzuur aanvankelijk toe, hoewel zij later geheel uitgetrokken wordt.

Voor anatomisch onderzoek zijn volgens mijne methode gemaakte praeparaten, zoover ik heb na kunnen gaan, even geschikt als gewone. Het protoplasma schijnt even goed gefixeerd te worden. De kristallen van zuringzure kalk, die in een waterige oplossing van zoutzuur gemakkelijk oplossen, ook bij dezelfde concentratie als die, welke ik in alcohol gebruik, worden door den zuren alcohol niet aangetast. De raphiden van *Lemna trisulca* en *Fuchsia globosa*, de kristalsterren van *Begonia Rex*, de zuilen en octaeders

in de opperhuid van *Vanilla planifolia* en de door cellulose omhulde kristallen in de bladeren van *Citrus Aurantium* vond ik in praeparaten, die gedurende ruim twee en een halve maand in alcohol met het gewone zoutzuurgehalte bewaard waren, nog volkomen onaangetast. Doch men moet zorgen, zeer sterken alcohol (96—98 %) te gebruiken, en verhinderen, dat deze door de toevoeging van te veel plantendeelen of door verdamping slapper worde. Onder die omstandigheden toch zag ik de kristallen in den loop van eenige dagen merkbaar verminderen, en na langeren tijd geheel verdwijnen.

Aan het slot van dit opstel wensch ik nog mede te deelen dat de vrees, die ik op bladz. 498 geuit heb, gebleken is gegrond te zijn. De daar beschreven bloemen van *Digitalis*, *Valeriana* en *Weigelia*, die in glycerine bewaard waren, zijn thans geheel ontkleurd; de evenzoo behandelde Pensées laten nog slechts vleksgewijze haar vroegere kleur herkennen.

(*Maandblad voor Natuurwetenschappen, 1887, No. 4.*)

HET OPPLAKKEN VAN SPIRITUS-PRAEPARATEN.

Het is dikwijls van belang, om in een spiritus-praeparaat tal van kleine voorwerpen te vereenigen. Zoo b.v. om de verschillende onderdeelen eener bloem in bepaalde volgorde naast elkander te hebben, om de ontkieming van een zaad in verschillende phasen voor te stellen, om afwijkingen in den vorm van meeldraden en stampers overzichtelijk te kunnen demonstreeren, of eindelijk om van eene monstrositeit al de verschillende graden naast elkander te plaatsen, waarin zij zich kan voordoen.

In al deze gevallen is het veel doelmatiger de verschillende voorwerpen tot één praeparaat te vereenigen, dan ze in verschillende glazen op te stellen.

Hiertoe is het echter noodig, de voorwerpen eene vaste plaats in het glas te geven, hetgeen op de meest eenvoudige en doelmatige wijze bereikt wordt, door er een glazen plaat in te zetten en de voorwerpen daaraan vast te hechten.

De moeilijkheid bestaat slechts in het vinden van een middel, om de plantendeelen op de glazen plaat vast te plakken. Gom en vele andere plakmiddelen worden door den alcohol troebel, en de voorwerpen worden dus met een wit waas omgeven. Vernissen zijn in alcohol oplosbaar en kunnen dus niet worden gebruikt.

Nadat verschillende middelen met meer of minder gunstig gevolg beproefd waren, viel mijne aandacht op de blaadjes gelatine, die bij het photographeeren op Eastman-papier gebruikt worden. Deze „Gelatine skins” dienen om het op negatief-papier opgenomen negatieve beeld op eene glasplaat over te brengen. De gepraepareerde laag, waarin het beeld ontwikkeld is, wordt daartoe eerst op zulk een gelatine-vliesje overgebracht; dan wordt het papier er afgetrokken en de glazen plaat er voor in de plaats gesteld, waarna nu ook het gelatine-vlies kan worden weggenomen. Een pakje van twee dozijn blaadjes van 13 × 18 cM. kost omstreeks *f* 1.—.

De spreker vertoonde eenige zulke blaadjes. Zij zijn helder doorschijnend, volkomen glad en zonder lijnen of plooien, en vrij stijf.

Om deze blaadjes voor het opplakken van spiritus-praeparaten te gebruiken, worden zij onder water over de glazen plaat uitgespreid, zoodat deze daarmede aan ééne zijde geheel wordt bedekt. Voert men deze bewerking niet onder water uit, zoo blijven er, bij de bevochtiging, moeielijk te verwijderen luchtbellen tusschen het glas en de gelatine. Thans wordt de gelatine boven eene spiritus-lamp zacht verwarmd, zoodat zij overal aan het glas vastkleeft.

Bij de bevochtiging zet zich de gelatine-laag uit; bij de verwarming krimpt zij in. Werkt men zóó snel, dat het vlies verwarmd wordt, vóór het geheel met water gedrenkt is, zoo schaden deze veranderingen zijner grootte niet. Door bevochtiging met warm water (b.v. van 40° C.) kan men deze veranderingen voorkomen.

Dompelt men de glazen plaat met hare bedekking van gelatine, in natten toestand in alcohol, zoo blijft het vlies zoo helder, dat men het bijna niet zien kan.

Vóór de indompeling in alcohol moet men er echter de plantendeelen op vast hechten. Het fraaist en het gemakkelijkst geschiedt dit, als men ze er levend op plakt. Men houdt hiertoe eenvoudig de gelatinelaag kleverig, door haar van tijd tot tijd een weinig te verwarmen, en drukt nu elk voorwerp op zijne plaats vast. Men kan het over zijne geheele vlakte vastdrukken, of wel ten deele boven de gelatine laten uitsteken.

Is alles voldoende vastgehecht, zoo plaatst men de plaat in een glas met spiritus. Men kan absoluten alcohol of een slapperen spiritus gebruiken, en, ten einde het ontstaan van bruine kleurstoffen te voorkomen, aan den alcohol twee deelen zoutzuur op de honderd toevoegen, zooals door Spreker op het vorige congres (Handelingen, 1888, blz. 139) aanbevolen werd. De opgeplakte praeparaten ontkleuren even volledig als andere, en doen ook overigens voor deze in geen enkel opzicht onder. De gelatine blijft glashelder en nagenoeg onzichtbaar.

Als voorbeeld werd een praeparaat vertoond van *Erica Tetralix* met meer of min staminodische corolla, zooals deze in het Gooi algemeen voorkomt. Naast een takje met een bloemschermpje waren zeven en twintig losse stukken opgeplakt, deels geheele of half doorgesneden bloemen, deels losse meeldraden, enz. Photographieën van dit praeparaat werden ter vergelijking rondgegeven.

Men kan ook voorwerpen, die reeds op spiritus bewaard geweest zijn, op deze wijze ter demonstratie opplakken. Alleen is het daarbij noodig, de spiritus, door een verblijf in water, vrij volledig

uit te trekken, daar de gelatine, als zij in aanraking met alcohol verwarmd wordt, melkachtig troebel of zelfs krijtwit wordt. Dit laatste werd gedemonstreerd aan een praeparaat, waarin een vijftal bekervormige bladeren van de linde opgeplakt waren, en dat eveneens door eene photographie werd opgeluisterd.

Is de spiritus echter voldoende uitgetrokken, dan kan men de praeparaten zonder gevaar opplakken. Men breidt ze daartoe, in hun slappen toestand, op de gelatine onder water uit, geeft ze hun plaats en verwarmt daarna even, om ze vast te doen kleven. Dit vasthechten gelukt niet, zoolang er nog water tusschen de gelatine en het praeparaat is. Dit moet vooraf door middel van filtreerpapier worden weggenomen.

Ter demonstratie diende ten eerste een praeparaat van *Eranthis hyemalis*, vertoonende enkele twee aan twee aaneengegroeide meeldraden, en een reeks van honigbakjes, die in verschillende graden in gele kelkbladeren veranderd waren. Ten tweede een vertoonstuk van *Begonia boliviensis*, bevattende eenige bloemen, die als tusschenvormen tusschen de normale mannelijke en vrouwelijke bloemen moeten beschouwd worden. Dit geval is beschreven en afgebeeld door MAGNUS, in de *Verhandl. d. Bot. Vereins der Provinz Brandenburg.* (Bd. XXVI 1885 Plaat II), welk opstel ter vergelijking werd rond gegeven.

Om de glasplaten in de praeparatenglazen vast te zetten, kan men van een zeer eenvoudig middel gebruik maken. Men snijdt ze daartoe zóó, dat zij juist passen. Men knipt nu het stuk gelatine een weinig te groot, en vouwt den rand om het glas om. Zet men nu dit in het praeparatenglas, terwijl de gelatine nog kleverig is, zoo kan men het met dien omgevouwen rand er in vastplakken. Deze vasthechting blijft dan in den alcohol bestaan.

Aanbeveling verdienen voor het opstellen van opgeplakte voorwerpen de platwandige cuvetten, die in den laatsten tijd voor het bewaren van spiritus-praeparaten in den handel gebracht worden, en waarin de voorwerpen beter zichtbaar zijn, dan in de gewone praeparaten-cilinders. De bloemen der *Begonia* en de bekers der linde waren in zulke cuvetten ingesloten.

(*Handelingen van het tweede Nederlandsch Natuur- en Geneeskundig Congres, Leiden 1889.*)

EINE METHODE ZUR HERSTELLUNG FARBLOSER SPIRITUSPRÄPARATE.

Viele Pflanzentheile nehmen, wenn man sie im frischen Zustande in Spiritus bringt, bald eine braune Farbe an. Die dabei gebildeten Farbstoffe sind theils in Alcohol löslich, theils unlöslich. Die ersteren lassen sich durch wiederholtes Erneuern des Alcohols entfernen, die letzteren aber nicht. Sie machen viele Präparate, welche sonst eine Zierde der Sammlung sein würden, hässlich.

Seit einigen Jahren benutze ich, bei der Herstellung der Sammlung des hiesigen pflanzenphysiologischen Laboratoriums ein Verfahren, welches der Entstehung jener unliebsamen braunen Farbe in fast allen Fällen vollständig vorbeugt, und dazu viel einfacher und bequemer ist als alle übrigen, bis jetzt zu demselben Zweck vorgeschlagenen Methoden.

Ueber meine Untersuchungen, welche zu diesem Resultate führten, habe ich zuerst Anfang 1886, und seitdem zu wiederholten Malen, in holländischer Sprache berichtet [1]). Nachdem jetzt mehrere Hunderte von farblosen Präparaten gemacht worden sind, und die Methode allmählich verbessert und vereinfacht worden ist, halte ich es für zeitgemäss, sie in weiteren Kreisen bekannt zu machen.

Sie beruht auf dem Prinzipe, dass die Bräunung auf einer Oxydation farbloser, im Zellsaft gelöster Verbindungen beruht, welche erst bei eintretendem Tode stattfindet. Und ferner, dass diese Oxydation durch Zusatz von Säuren verhindert werden kann. Durch saure Flüssigkeiten werden die fraglichen farblosen Stoffe ausgezogen, ohne sich zu färben.

Wesentlich ist somit, dass die nächste Umgebung einer jeden Zelle, im Momente ihres Absterbens, sauer reagirt. Dieses wird in einfacher Weise erreicht, wenn die Flüssigkeit, welche in die lebendigen Pflanzentheile eindringt und sie tödtet, selbst sauer ist, und solches überall dort bleibt, wo sie mit lebendigen Zellen in Berührung kommt. In diesem Falle diffundiren die Zellsäfte, ohne Farbstoffe zu bilden.

---

1) *Opera* IV, S. 485, 494, 503 und 509. Vergl. auch das Referat in der Botan. Zeitung 1886, S. 477.

Die Wahl der Säure scheint gleichgültig zu sein. Ich benutze zumeist Salzsäure.

Die Concentration der Säure war durch Versuche zu ermitteln. Diese lehrten, dass ein Zusatz von zwei Volumtheilen der starken Salzsäure des Handels auf hundert Theile Alcohol für alle Fälle ausreicht. Doch braucht man dieses Verhältniss nicht sehr genau einzuhalten; etwas weniger Säure schadet nicht. Dagegen konnte ich durch grösseren Zusatz in keinem Falle eine Steigerung der Wirkung erzielen. Ich benutze einen kleinen Maasscylinder von 40 ccm und setzte diese Menge zu einer Flasche von 2 Ltr., jedesmal wenn ich diese mit neuem Alcohol fülle. Dieses ist die einzige Manipulation, welche meine Methode zu der gewöhnlichen Behandlung der Spirituspräparate zufügt; sonst bleibt alles beim Alten.

Ob man absoluten oder schwächeren Alcohol benutzt, hat auf die Zufügung der Salzsäure keinen Einfluss. Denn sogar in Wasser, welchem 2 pCt. Salzsäure zugesetzt worden ist, sterben die Pflanzentheile ohne sich zu färben.

Im sauren Alcohol kann man die Pflanzen so lange stehen lassen, wie man will. Man kann sie sogar, ohne Nachtheil, auf die Dauer darin aufbewahren. Um die Flüssigkeit zu entfärben, stellt man sie ans Licht, welches Chlorophyllfarbstoffe und Anthocyan allmählich vernichtet. Es ist dazu nicht erforderlich die Gegenstände an die Sonne zu setzen; helles diffuses Licht ist viel zweckmässiger. Im Laufe von einigen Tagen oder Wochen ist die Entfärbung vollzogen; die Salzsäure, obgleich sie das blaue Anthocyan roth, und den grünen Farbstoff gelblich gefärbt hat, schadet diesem Prozesse nicht. In den meisten Fällen behält der Spiritus einen blassen gelblich braunen Ton; wenn die Präparate ältere Rindentheile enthalten, bleibt der Alcohol oft dunkelbraun. Durch ein- bis zweimaliges Erneuern der Flüssigkeit werden jetzt die Präparate völlig entfärbt, nur selten ist eine dritte oder vierte Erneuerung erforderlich.

Das Ausziehen der Farbstoffe geht langsam vor sich. Ich pflege die Präparate nach jedem Zusatz neuen Alcohols einen bis mehrere Monate sich selbst zu überlassen. Wechselt man die Lösung nach kürzeren Zeiten, so ist meist eine viel häufigere Erneuerung erforderlich.

Für dieses Wechseln kann man salzsauren Alcohol oder neutralen benutzen. Es giebt im Allgemeinen keine Ursache ersterem den Vorzug zu geben. Ich pflege stets den neutralen zu wählen

und dadurch die Salzsäure aus meinen Präparaten zu entfernen, bevor sie endgültig eingeschlossen werden.

Es ist häufig nöthig, untersuchen zu können, ob der Spiritus eines Präparates Salzsäure enthält oder nicht. Dieses geschieht mittelst rothen Congopapieres, welches durch die Säure blau gefärbt wird.

Salzsaurer Alcohol kann, nachdem er von den Präparaten abgegossen worden ist, noch ein bis zweimal zu demselben Zwecke benutzt werden. Namentlich wenn er farblos oder doch nur blass gefärbt ist. In dunkelbraunem Alcohol verhindert die Säure die Braunfärbung der Pflanzentheile nicht. Wünscht man den Spiritus durch Destillation zu reinigen, so empfiehlt es sich die Säure durch Ammoniak abzustumpfen, bis sie Congopapier nicht mehr färbt.

Neben dem Hauptvorzuge meiner Methode, die Präparate fast ohne Vermehrung der erforderlichen Manipulationen farblos zu machen, möchte ich jetzt einige weitere Punkte kurz besprechen.

Zuerst aber sei hervorgehoben, dass sogar diejenigen Pflanzen, deren Braunfärbung am meisten bekannt und auffällig ist, wie *Orobanche* und *Monotropa*, in salzsaurem Alcohol ganz weiss werden. Nur einzelne Arten werden, namentlich in älteren Organen, mehr oder weniger blassbraun, jedoch stets viel blässer wie ohne Zusatz von Säure. Die Blätter von *Aucuba japonica* bilden den einzigen Gegenstand, auf den meine Methode bis jetzt nicht mit Vortheil anzuwenden war.

Diejenigen Theile, welche vor dem Einbringen in den Alcohol bereits braun waren, pflegen auch im sauren Spiritus diese Farbe zu behalten. So z. B. viele Blattnarben, abgestorbene Schuppen und Rindenzellen, die braunen Bracteen in der Aehre von *Plantago lanceolata* u. s. w. Die Präparate gewinnen dadurch sehr an Deutlichkeit. Junge Organe pflegen völlig weiss zu werden, ältere nehmen bisweilen einen bräunlichen Ton an, wodurch der Unterschied, z. B. zwischen einem Stengel und seinen Blättern und Zweigen, oft schöner zum Vorschein kommt. In Präparaten von *Phajus* entsteht das Indigo, wenigstens in den dickeren Theilen, auch in der sauren Lösung, und da sonst aller Farbstoff ausgezogen wird, eignen sich solche Objecte vorzüglich zur Demonstration dieses merkwürdigen Körpers.

Die Salzsäure, welche in wässriger Lösung die Pflanzentheile stark macerirt, hat diese Eigenschaft in ihrer Mischung mit absolutem Alcohol nicht. Die in saurem Alcohol gehärteten Organe eignen sich für die microscopische Untersuchung genau so, wie

das sonstige Spiritusmaterial. Die Protoplaste werden in derselben Weise fixirt, die Amylumkörner nicht angegriffen, und die Kristalle des Calciumoxalats nicht gelöst oder sonstwie verändert. Nur darf man hier nicht zu wässrigen Alcohol verwenden.

Auf aufzuklebende Präparate lässt sich meine Methode ebenfalls mit gutem Erfolg anwenden. Wünscht man angetrennte Blüthentheile zu einem Präparate zu vereinigen, so sind diese auf eine Glasplatte aufzukleben. Ich bedecke dazu die Platte mit einem Blatt Gelatine, wie solches beim Photographiren auf Eastman's Negativpapier zum nachträglichen Uebertragen auf Glas benutzt wird. Wird die Gelatine in warmem Wasser (etwa 40° C.) aufgelegt, so ist sie klebrig, und die lebendigen Pflanzentheile können durch einfaches Eindrücken in der oberfächlich abgetrockneten Schichte hinreichend befestigt werden. Nachdem das Blatt fertig gestellt und abgekühlt worden ist, taucht man es in den sauren Alcohol, welcher die Objecte in der oben beschriebenen Weise entfärbt.

Fassen wir das Resultat dieser Mittheilung kurz zusammen. Durch Zusatz von zwei Volumtheilen starker Salzsäure zu Hundert Theilen Alcohol wird die Entstehung brauner Farbstoffe in Objecten, welche lebendig in diese Mischung eingetaucht werden, verhindert. Durch diese einfache Manipulation erlangt man somit Präparate, welche bei der weiteren Behandlung nach den gebräuchlichen Methoden, weit schöner werden, als ohne diesen Zusatz von Säure.

(*Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft Jrg. 1889, Bd. VII, S. 298.*)

BIJDRAGE TOT DE FLORA VAN HET GOOI.

Sedert de stichting van de Universiteit van Amsterdam in 1877 heb ik jaarlijks met eenigen mijner studenten botanische excursiën in het Gooi ondernomen. Van de zeldzame of om andere redenen merkwaardige gewassen, die op die tochten werden aangetroffen, heb ik aanteekening gehouden. Tijdens mijn verblijf te Hilversum gedurende de zomermaanden van 1886—1888 heb ik de gelegenheid gehad, de flora van deze streek noch nader te bestudeeren, een aantal niet onbelangrijke vindplaatsen leeren kennen en de voorbijgaande verschijning van eenige uitheemsche soorten bespied. De volgende lijst bevat de uitkomsten van deze waarnemingen[1]).

Cruciferae.

Barbaraea stricta Andrz. Aan de Vecht tusschen Weesp en Nichtevecht, Mei 1881, V., 's Gravenlandsche straatweg tegenover Wisseloord, Mei 1887, V.[2])

Turritis glabra L. Op een bouwland aan den Ouden Utrechtschen weg tusschen Hilversum en 's Graveland, Juli 1886.

Sisymbrium Irio L. Aan den Bussumer grintweg op den Trompenberg, Juli 1888, V.

Farsetia incana R. Br. Op den Oosterspoorweg bij het station te Bussum, vrij talrijk en gedurende vele jaren.

Camelina sativa Crantz. Aan den 's Gravelandschen straatweg nabij Hilversum, Aug. 1888, V.

Iberis amara L. Op een bouwland aan den 's Gravelandschen straatweg nabij Jachtlust, Juli 1886, V.

Lepidium virginicum L. Ringdijk van de Horstermeer bij de Bierkade, Aug. 1888, V.

Neslia paniculata Desv. Te zamen met *Iberis amara* L. aan den 's Gravelandschen straatweg nabij Jachtlust, Juli 1886, V.

Alsineae.

Sagina subulata Wimm. Sedert deze soort in 1878 voor het eerst

---

[1]) Een overzicht van de meer algemeene soorten in het Gooi vindt men in het Kruidk. Archief I blz. 304.

[2]) V. (Voorbijgaande) beteekent, dat de soort op de vermelde groeiplaats slechts in weinige exemplaren voorkwam, en dat hare aanwezigheid aldaar als van voorbijgaanden aard moet worden beschouwd.

door mij in ons vaderland gevonden werd (Kruidk. Archief III blz. 234, en IV blz. 133), heb ik haar niet alleen op dezelfde groeiplaats, op de heide bij Bussum, maar op verschillende andere plaatsen teruggevonden, o. a. op den Trompenberg en in de bosschen van Spanderswoud. Zij is in deze streek geenszins zeldzaam.

Stellaria uliginosa Murr. Gooiergracht bij Laren, Juni 1882 en Juli 1887.

Hypericineae.

Hypericum Elodes L. Hilversumsche Meent, dicht bij Cruysbergen, Juli 1886.

Geraniaceae.

Geranium phaeum L. Huis te Zuilen, Juni 1880; Nijenoord bij Breukelen, April 1882.

Geranium lucidum L. Nijenoord bij Breukelen, April 1882.

Papilionaceae.

Melilotus alba Desr. Gooische vaart bij Hilversum, Juli 1887, V.

Trifolium hybridum L. Aan den ringdijk van de Horstermeer, vrij veelvuldig, Juli 1888.

Astragalus glyciphyllos L. Aan een der vijvers van Jachtlust staan sedert vele jaren enkele exemplaren. Ik zag ze in 1886, 1887 en 1888 bloeien en vrucht zetten.

Ornithopus sativus Brot. Op bouwlanden aan den Raaiweg tusschen Hilversum en Loosdrecht, Aug. 1888, V.

Vicia lutea L. Aan den Raaiweg, dicht bij de Gooische Vaart, Juli 1888, V.

Lathyrus Nissolia L. Verspreid in de plassen bij Zuilen en Maarseveen, Mei 1880; Westbroek, Juni 1881; enz.

Rosaceae.

Alchemilla vulgaris L. Plassen aan den Kwakelweg bij 's Graveland, Mei 1887, 1888; De Meentje bij 's Graveland, Juni 1888; Groeneveld, Juni 1880; Boekesteijn, Mei 1886; Maartensdijksche weg bij den Zwavelberg, Juni 1886.

Onagrariae.

Epilobium angustifolium L. Groeneveld, Juni 1880; Trompenberg, Juni 1887.

Oenothera Lamarckiana. Voor een tiental jaren gezaaid in een perk aan de zanderij van Jachtlust, nabij de brug van het Ankeveensche

pad, en sedert verwilderd. In 1886—1888 op verschillende plaatsen langs deze zanderij in groote hoeveelheid.

Lythrarieae.

Peplis Portula L. Gooiergracht bij Laren, Juni 1882; Raaiweg tusschen Hilversum en Loosdrecht, Juli 1886; Hilversumsche Meent, Juli 1886.

Portulaceae.

Montia minor Gm. Groeneveld, bij de woning van den tuinbaas, Mei 1885, waarschijnlijk V, doch in vrij veel exemplaren. Langs den slootkant van een weiland aan den Raaiweg bij den Loosdrechtschen grintweg, Juni 1886.

Montia rivularis Gm. Gooiergracht bij Laren, Juni 1882; Maatlanden bij Huizen, Juni 1886.

Claytonia perfoliata Don. Hilveroord (Hoorneboeg), Juni 1882 en Juni 1887; Larenberg, Mei 1886 in zeer talrijke exemplaren. Aan den 's Gravelandschen straatweg bij Quatrebas, Mei 1887 en bij de Corverslaan, Mei 1887, V.

Umbelliferae.

Helosciadium inundatum Koch. Westbroek, Juni 1881; Gooiergracht bij Laren, Juni 1882.

Compositae.

Stenactis Bellidiflora A. Braun. In vrij talrijke, grootendeels bloeiende exemplaren op het terrein aan den Amersfoortschen straatweg, nabij de tol bij Groeneveld, op den hoek van den grintweg naar Baarn, Juni 1880. Op dit driehoekige terrein is sedert een muziektent geplaatst en een klein park daarrondom aangelegd, zoodat in 1885 de *Stenactis* verdwenen was.

Gnaphalium sylvaticum L. Jachtlust, op een verlaten bouwland aan de zanderij, Sept. 1886; Loosdrechtsche bosch, Aug. 1888.

Doronicum Pardalianches L. Huis te Zuilen, Juni 1880.

Cirsium Anglicum Lam. Plassen bij Zuilen en Maarseveen, Juni 1880; Westbroek, Juni 1881; Bierkade onder 's Graveland, Juli 1886; Hilversumsche Meent, Juli 1887. Op deze laatste groeiplaats ook bastaarden tusschen deze soort en C. *palustre* Scop.

Lactuca muralis Fresen. Groeneveld, Juni 1880; Hilverbeek, Juni 1887.

Sonchus palustris L. Op het „Tooneel" in het Baarnsche bosch, Juni 1887.

Vaccinieae.

Vaccinium Vitis Idaea L. In het Overbosch van het Baarnsche bosch, nabij Eikendal, Juni 1886.

Pyrolaceae.

Pyrola minor L. Groeneveld, Juni 1880; Nieuwe Loosdrechtsche weg nabij Eindegooi, Juni 1887.

Monotropeae.

Monotropa Hypopitys L. Op den Zwarten Berg bij den Zwavelberg, Juli 1888.

Gentianeae.

Gentiana Pneumonanthe L. Hilversumsche Meent, Juli 1886; Heide bij de Bunt (onder Soest), Aug. 1886.

Antirrhineae.

Digitalis purpurea L. Groeneveld, bloeiend in Juni 1880. Op Hilverbeek en Spanderswoud thans zeldzaam en niet bloeiend, 1886—1888. In vroegere tijden op de buitenplaatsen onder 's Graveland niet zeldzaam.

Veronica triphyllos L. Tusschen 's Graveland en Hilversum, niet zeldzaam, Mei 1887.

Labiatae.

Galeopsis versicolor Curt. Oude Utrechtsche weg bij Hilversum, Aug. 1886.

Leonurus Cardiaca L. Bussum, Aug. 1886.

Scutellaria minor L. In een plasje met *Hypericum Elodes* L. op de Hilversumsche Meent, Aug. 1887.

Lentibularieae.

Utricularia vulgaris L. Groeneveld, Juni 1880; aan het zuidelijk uiteinde van het Naardermeer, April 1882; Spanderswoud, Mei 1886. Ringvaart van de Horstermeer, Juli 1887. In slooten en plassen ten Oosten van de Lage Vuursche algemeen, Juni 1886.

Utricularia minor L. Praamgracht bij Soestdijk, Juni 1879; bij den Wildenburg achter Groeneveld, Juni 1880; Alambertskade bij Kortenhoef, Aug. 1886; Ringvaart van de Horstermeer, Sept. 1886.

Plantagineae.

Littorella lacustris L. Op de heide tusschen Hilversum en Loosdrecht

rondom talrijke plassen, Juni 1886 en 1888 aan het einde van de Tienhovensche vaart bij Hilveroord, Juli 1887; Aan de plassen bij de Lage Vuursche, Juli 1885.

Polygoneae.

Polygonum Bistorta L. Aan de Vecht tusschen Weesp en Nichtevecht, Mei 1881.

Myriceae.

Myrica Gale L. Praamgracht bij Soestdijk, Juni 1886. Hilversumsche Meent bij „de Spiegel." Juni 1886; Bierkade bij 's Graveland, Juli 1886. Alambertskade bij Kortenhoef, Juli 1886.

Alismaceae.

Alisma Ranunculoïdes L. Gooiergracht bij Laren, Juni 1882.

Aroideae.

Calla palustris L. Plassen bij Maarseveen, Mei 1882; aan den Ringdijk van de Horstermeer bij het stoomgemaal, Juni 1886; Ankeveen, Juli 1887.

Orchideae.

Orchis maculata L. Bij den Wildenburg achter Groeneveld, Mei 1880; Groeneveld, Juni 1880; Maarseveen, Mei 1882.
Orchis incarnata L. Maarseveen, vrij veelvuldig, Mei 1882.

Amaryllideae.

Leucoium aestivum L. Zeer talrijk op een drassigen, met hakhout beplanten grond aan de Vecht tusschen Weesp en Nichtevecht, Mei 1881.

Asparageae.

Maianthemum bifolium D. C. Tusschen het station Baarn en Groeneveld, in het hakhout, in vrij veel exemplaren, Mei 1885.

Liliaceae.

Asphodelus fistulosus L. Op een bouwland dicht bij het station te Hilversum, Juli 1888, V.
Narthecium ossifragum Huds. In een sloot langs de Hilversumsche Meent, zeer overvloedig, Aug. 1888.

Cyperaceae.

Cladium Mariscus R. Br. Alambertskade bij Kortenhoef, Juli 1886.

Scirpus fluitans L. Westbroek, Juni 1881; Gooiergracht bij Laren, Juni 1882; Hilversumsche Meent, Juli 1886.

Gramineae.

Festuca Bromoïdes Koch. Straatweg tusschen 's Graveland en Hilversum, Mei 1886.

Marsiliaceae.

Pilularia globulifera L. Hilversumsche Meent, Juli 1887.

Lycopodiaceae.

Lycopodium Selago L. In een dennenbosch van Spanderswoud, met de volgende soort te zamen, Juli 1887.

Lycopodium clavatum L. Spanderswoud, Juli 1887; Valkeveen, Aug. 1886. Op beide groeiplaatsen zeer zeldzaam en zonder vruchtaren.

Filices.

Botrychium Lunaria Sw. Aan den straatweg tusschen Hilversum en Baarn bij den tol, Juni 1880, V.; aan den grintweg van Loosdrecht naar den straatweg tusschen Hilversum en Utrecht vrij talrijk in 1886, 1887 en 1888; aan de Leeuwenlaan onder 's Graveland, Mei 1887, V.

Osmunda regalis L. Loosdrechtsche bosch, Juni 1886. Hilversumsche Meent bij de Spiegel, Juni 1886.

Muscineae.

Fissidens taxifolius Hedw. Aan het zuidelijk uiteinde van het Naardermeer, April 1882.

Hepaticae.

Riccia fluitans L. Praamgracht bij Soestdijk, Juni 1879.

Riccia glauca L. Spanderswoud, Juli 1887.

Fegatella conica Cdn. Vrij veel aan de slooten langs de Leeuwenlaan bij 's Graveland, Juli 1887.

Marchantia polymorpha L. Aan den zijarm van de zanderij van Jachtlust, Sept. 1886.

Algae.

Draparnaldia plumosa Ag. Zanderij van Jachtlust, Sept. 1886.

Hymenomycetes.

Exobasidium Vaccinii Woron. Achter Soestdijk, op *Vaccinium Vitis Idaea,* Juli 1885.

Discomycetes.

Morchella esculenta (L.) Pers. Leeuwenlaan onder 's Graveland, Mei 1887, V.

Mitrula paludosa Fr. Praamgracht bij Soestdijk, Juni 1879.

Peziza leporina Batsch. Aan den grintweg tusschen Bussum en Hilversum, bij Spanderswoud, Mei 1887; Heide bij Cruysbergen, Juni 1888.

Gymnoasci.

Exoascus Alni De B. In de vruchtdragende katjes van *Alnus glutinosa,* niet zeldzaam in de plassen tusschen Kortenhoef en 's Graveland, Aug. 1886, 1887.

Gasteromycetes.

Cyathus striatus Willd. Op Jachtlust, Aug. 1886, en aan de Corverslaan, Juli 1887.

Myxogasteres.

Leocarpus vernicosus Link. In de dennenbosschen van Jachtlust en Spanderswoud enz. in vochtige jaren zeer algemeen, Juli 1888.

Stemonitis fusca Roth., Spanderswoud, Juli 1887.

Tubulina cilindrica Dec. Jachtlust, Mei 1886.

Pyrenomycetes.

Cordiceps Ophioglossoides Fr., Parasietisch op *Elaphomyces muricatus* Aut. Jachtlust, Sept. 1886.

Uredinei.

Peridermium Pini Wallr. Op takken van *Pinus sylvestris* op de heide ten oosten van Laren, Juli 1882; op stammen van *Pinus Strobus* op den Trompenberg en bij het 3e Heihuis aan den 's Gravelandschen straatweg, 1886—1888.

(*Nederlandsch Kruidkundig Archief 1889, II Serie V, p. 524.*)

DIE PFLANZEN UND THIERE IN DEN DUNKLEN RÄUMEN DER ROTTERDAMER WASSERLEITUNG.

INHALTS-UEBERSICHT.

Einleitung.

Die Wasserwerke zu Rotterdam entnehmen ihr Wasser aus der Maas, und klären dieses mittelst Sandfiltration, nachdem zuvor die grösste Menge des vom Flusse mitgeführten Schlammes sich durch ruhiges Stehenlassen des Wassers abgesetzt hat. Seit ihrer Einrichtung im Jahre 1874 lieferten sie ein klares und allen Anforderungen genügendes Wasser, bis plötzlich, im Frühling 1887, die so sehr gefürchtete *Crenothrix Kühniana* in grösseren Mengen auftrat.

Diese unliebsame Erscheinung fiel zusammen mit einer bedeutenden Vergrösserung des ganzen Werkes.

Im Jahre 1886 waren dreizehn neue Filter mit 16000 M^2. Oberfläche fertiggestellt und in Gebrauch genommen, während die acht alten mit einer Oberfläche von 8000 M^2. einstweilen ausser Betrieb gesetzt wurden. Der Bau eines neuen Maschinengebäudes war in Angriff genommen, das dafür projectirte neue Reinwasserreservoir aber noch nicht betriebsfähig, und das filtrirte Wasser der neuen Filter musste bis zur Fertigstellung des Ganzen, durch die alten Canäle und das alte Reservoir den alten Pumpen zugeführt werden.

Die bedeutende Vergrösserug der Anlagen war die Folge des jährlich zunehmenden Wasserverbrauches in der Stadt. Die ursprüngliche Ausstattung (1874) war auf einen täglichen Verbrauch von höchstens 5000 M^3 berechnet. Im Jahre 1887 erreichte der tägliche Verbrauch im Maximum 43000 M^3, und in 1889 nahezu 50000 M^3. Bereits seit mehreren Jahren litt der Betrieb unter der viel zu starken Inanspruchnahme, welche weder dem Flusswasser die erforderliche Zeit gestattete, den mitgeführten Schlamm in hinreichendem Maasse abzusetzen, noch auch es erlaubte, die Bassins und Canäle von Zeit zu Zeit gehörig zu reinigen.

Das erwähnte Auftreten der *Crenothrix* war ebenso unerwartet, wie es plötzlich und massenhaft war. Und das Verhalten dieser Bacterie in den Wasserleitungen anderer Städte liess befürchten, dass es bald einen viel grösseren Umfang erreichen und die Reinheit des Wassers in merklicher Weise beeinträchtigen würde.

Um dieser Gefahr möglichst vorzubeugen, wurde im Sommer desselben Jahres, in welchem die *Crenothrix* in drohender Weise aufgetreten war, von den städtischen Behörden eine Commission

ernannt, in die ich die Ehre hatte, Sitzung zu nehmen. Sie erhielt den Auftrag, den Ursachen der Erscheinung nach wissenschaftlichen Methoden nachzuforschen, und womöglich Maassregeln in Vorschlag zu bringen, welche eine Zunahme des Uebels verhindern, und schliesslich eine völlige Beseitigung herbeiführen könnten.

Diese Commission arbeitete unter Umständen, welche eine eingehende wissenschaftliche Erforschung des Gegenstandes in seltener Weise begünstigten. Die obenerwähnte Unmöglichkeit, alle Bassins und Canäle in gehöriger Weise zu reinigen, hatte die Vegetation in diesen sich zu einem Grade entwickeln lassen, in welchem sie wohl selten dem Forscher zur Untersuchung geboten worden ist. Daneben dienten die neuen, erst seit einem Jahre in Betrieb gestellten Filter und Canäle zur Vergleichung. Von dem Herrn Director der Wasserwerke wurde ihr in höchst zuvorkommender Weise nicht nur Material für die Untersuchung zur Verfügung gestellt, sondern auch die Gelegenheit geboten, alle, nur irgendwie zugänglichen Theile der verschiedenen Anlagen selbst zu besuchen. Ihm, und dem Herrn Ingenieur VAN YSSELSTEYN, der mich auf diesen unterirdischen, zum Theil nächtlichen Excursionen in den dafür theilweise ausgepumpten Canälen begleitete, verdanke ich zum grössten Theile die Möglichkeit, in diesem Berichte das Leben in den dunklen Wasserräumen des Rotterdamer Wasserwerkes ziemlich vollständig schildern zu können.

Nachdem die Arbeit der Commission im Winter 1887/1888 zu Ende geführt war, blieben noch einige Fragen übrig, deren Beantwortung zur Vervollständigung des Bildes erwünscht war. Die Fortsetzung der Arbeiten an den Neubauten, und namentlich die im Jahre 1889 erfolgte Reinigung der alten Bassins und Canäle boten dazu die Gelegenheit. In dieser Periode wurde die Untersuchung von dem Herrn Director der Wasserwerke und mir fortgesetzt; die erhaltenen Resultate haben zur Vervollständigung des vorliegenden Berichts wesentlich beigetragen.

Für die mikroskopische Untersuchung, welche von Herrn Dr. med. F. DUPONT und mir ausgeführt wurde, war in dem „Wasserthurme", welcher das Hochreservoir trägt, und in dessen Kellerräumen sich das Reservoir des unfiltrirten Wassers befindet, ein kleines Laboratorium eingerichtet, welches uns gestattete, die den Filtern und Canälen entnommenen Proben grösstentheils sofort zu untersuchen, und die merkwürdige Pflanzen- und Thierwelt der dunklen Wasserräume in voller Lebensfrische zu bewundern.

Da der Bericht dieser Commission nicht in Druck erschienen ist, und ich der Meinung bin, dass die bei unserer Untersuchung erhaltenen Ergebnisse in weiterem Kreise den Wasserfachmännern willkommen sein dürften, und gewiss auch in biologischer Hinsicht als ein Beitrag zur Kenntniss des Lebens in den dunklen Wasserräumen einiges Interesse beanspruchen können, habe ich mich entschlossen, den wissenschaftlichen Theil derselben in den beiden folgenden Aufsätzen zu veröffentlichen.

§ 1. *Crenothrix Kühniana, die Pest der Wasserleitungen.*

Erste Abhandlung.

DIE FESTSITZENDEN BEWOHNER DES WASSERLEITUNGSWERKES ZU ROTTERDAM IM JAHRE 1887.

Die Eisenbacterien gehören zu den grössten Formen aus der grossen Gruppe der Bacterien. Ihre Zellen sind zwar für das unbewaffnete Auge unsichtbar, doch sind sie zu Fäden, und diese wiederum zu Flocken vereinigt, welche letztere gar häufig einige mm, bisweilen sogar einen cm und mehr erreichen. Mit einer guten Lupe erkennt man den Bau dieser Flocken recht deutlich (Fig. 1, *A*, *B*), doch giebt erst die mikroskopische Beobachtung uns einen klaren Einblick in das Wesen dieser Organismen (Fig. 1, *C*—*H*).

Da zeigt sich (Fig. 1, *C*, *D*, *E*), dass die die Fäden zusammensetzenden Zellen zumeist cylindrische Gestalt haben, und dass der ganze Faden von einer Scheide umhüllt ist, welche, anfangs dünn, allmählich an Dicke zunimmt. Die merkwürdigste und am meisten charakteristische Eigenschaft der Eisenbacterien bildet nun ihr Vermögen, in dieser Scheide Eisenoxyd in ganz erheblichen Mengen abzuscheiden [1]). Anfangs völlig farblos und durchsichtig, werden sie zuerst blassgelb, dann immer dunkler, um endlich eine tiefbraune Farbe anzunehmen. Damit ändert sich auch ihre Consistenz, zuerst biegsam und weich, werden sie schliesslich hart und spröde. Die dicken, harten, dunkelbraunen Scheiden sind für die Lebensthätigkeit der eingeschlossenen Zellen nicht mehr tauglich, und werden früher oder später von ihnen verlassen (Fig. 1 *F*). Die Zellen (*b c*) schieben sich reihenweise

---

1) Das Folgende nach S. WINOGRADSKY, Ueber Eisenbacterien, in der Botanische Zeitung 1888 Nr. 17.

aus der Scheide (*a b*) heraus, meist aus ihrer Spitze, bisweilen theilweise aus seitlichen Löchern. Im letzteren Falle verzweigt sich der Faden. Im ersteren aber verlängern die ausgetretenen Bacterien die alte Scheide, und die neuen Theile erleiden bald dieselben Aenderungen wie die alten, worauf auch sie verlassen

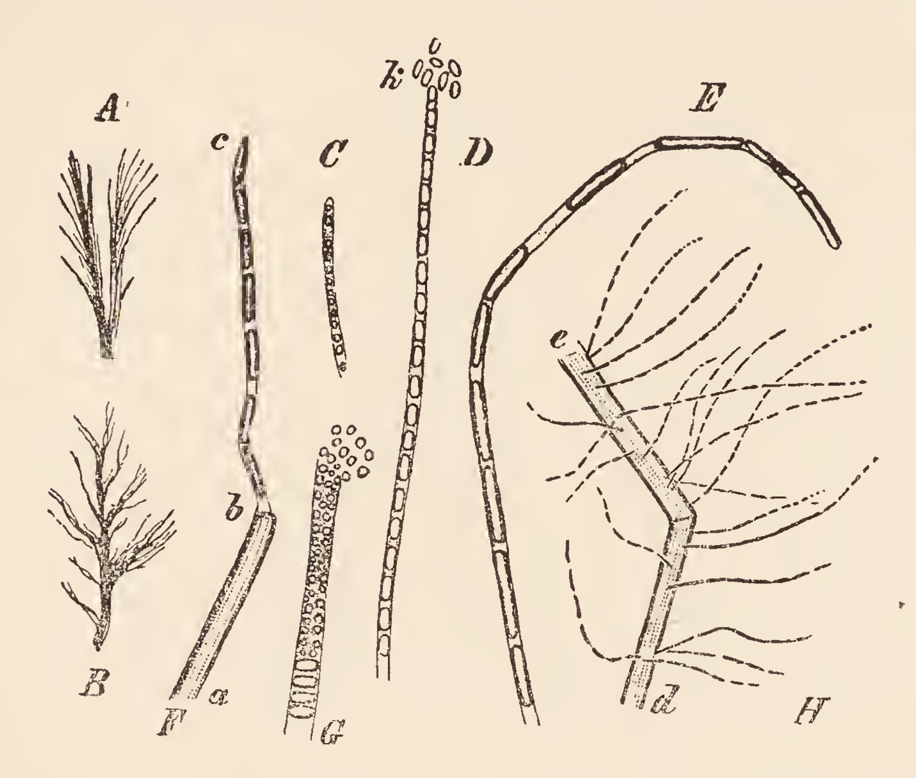


Fig. 1. *Crenothrix Kühniana. A, B.* Flocken in doppelter natürlicher Grösse, aus umeinander gewundenen, unverzweigten Fäden zusammengesetzt. *C, D, E* Stücke aus einzelnen Fäden, mit kurzen und längeren Zellen, von der farblosen Scheide umhüllt; *D, k* soeben aus der Scheide getretene Zellen. *F, a b* eine alte, dunkelbraune durchgebrochene Scheide, aus deren Bruchfläche *b* sich die lebendigen Zellen *b c* herausgeschoben haben; diese haben sich darauf mit einer neuen Scheide umhüllt. *G,* Zweig mit Mikrosporen. *H* Scheinbare Verzweigung; auf der alten, dicken leeren Scheide *d e* haben sich zahlreiche Zellen festgeklebt; diese sind dann zu neuen Fäden ausgewachsen. Vergrösserung von *C* bis *H* $^{270}/_{1}$.

werden. In dieser Weise werden lange und stellenweise verästelte Scheiden von verhältnissmässig wenigen Zellen gebildet, und findet man in den Flocken die älteren, unteren Theile der Fäden leblos und leer, und nur ihre Spitzen lebendig. Eine langsamere Vermehrung der Bacterien kann oft von einer sehr massenhaften Scheidenbildung begleitet sein.

Das Eisenoxyd bilden diese Organismen aus den gelösten Eisensalzen des Wassers, und namentlich aus der am meisten verbreiteten unter diesen Verbindungen, dem doppeltkohlensauren Eisenoxydul. Ohne lösliche Eisenoxydulsalze ist ihr Leben auf die Dauer nicht möglich; am besten gedeihen sie in Wässern, in denen Eisenrost neben faulenden organischen Substanzen sich vorfindet, und wo also die Entstehung des kohlensauren Oxydulsalzes unaufhörlich vor sich geht. Allem Anscheine nach bildet

die Oxydation des Eisenoxyduls zu Eisenoxyd einen wichtigen Theil der Lebensthätigkeiten dieser Zellen, und ist das braune, in den Scheiden abgelagerte Product nicht als Ziel, sondern nur als Schlacke dieses Processes zu betrachten. In farblosen Scheiden, welche stellenweise von ihren Zellen verlassen waren (wie z. B. Fig. 1 *E*), sah WINOGRADSKY, dass die Gelbfärbung nur dort stattfand, wo die Zellen lagen; um die leeren Stellen herum bildeten die Scheiden kein Oxyd. Ebenso wenig üben ganz leere Scheiden, oder solche, in denen die Zellen getödtet worden sind, irgend eine Wirkung auf gelöste Eisensalze aus.

Lösliche Eisenoxydulsalze bilden also eine unerlässliche Bedingung für das Gedeihen dieser Organismen. Im Uebrigen aber sind sie sehr anspruchslos. Sie ernähren sich theils von den gewöhnlichen Salzen des Wassers, theils von gelösten organischen Substanzen, welche durch die Fäulniss thierischer oder pflanzlicher Ueberreste entstehen. Doch scheinen ihnen Spuren solcher Verbindungen zu genügen. WINOGRADSKY cultivirte sie in einem Wasser, welchem nur 0,005 bis 0,01 % buttersaurer Kalk oder essigsaures Natron zugesetzt worden war.

Glücklicher Weise reicht der normale Gehalt unserer Trinkwässer an organischen Substanzen zu ihrem Gedeihen nicht aus. Und wenn erstere durch Filtration von allen schwebenden, in Fäulniss befindlichen Theilchen befreit sind, bilden sie also nicht mehr eine geeignete Nährlösung für diese so sehr gefürchteten Feinde des Wasserleitungen. Doch dürften wohl die meisten natürlichen Wässer vor der Filtration dem Leben dieser Organismen günstig sein.

Unter den Eisenbacterien bildet die *Crenothrix Kühniana* oder *C. polyspora*, die einzige Art dieser Gattung, weitaus die häufigste und am meisten bedeutende Form in den Wasserwerken. Sie ist eine, wie es scheint, auf der ganzen Welt weit verbreitete Pflanze, welche sich vorzugsweise in Drainröhren, tiefe Brunnen und anderen schlecht beleuchteten Wasserräumen entwickelt. Der ausserordentlichen Geschwindigkeit ihrer Vermehrung verdankt sie es, dass sie häufig in wenigen Monaten nach der Einführung ihrer Keime, oder nachdem die Umstände für ihr Gedeihen günstig geworden sind, die sämmtlichen Wände der Wasserbehälter, oder der Drainröhren oder Canäle mit einem fingerdicken Filze überzieht, dessen einzelne Theile bald hinreichend herangewachsen sind, um als zahllose braune bis schwarze Flocken von jedem Strome mitgeführt zu werden. Und in dieser Weise geschieht es,

dass sie als eine wahre Calamität in Wasserleitungen auftritt, und das Wasser für den häuslichen Gebrauch unangenehm, für manche industrielle Zwecke sogar völlig untauglich macht.

Um einen Einblick zu gewinnen, wie eine solche rasche Vermehrung zu Stande kommt, wollen wir den Bau und die Entwickelung unserer *Crenothrix* etwas eingehender betrachten. Beide sind ausführlich und gründlich studirt worden von Dr. W. ZOPF, als die Pflanze zum ersten Male in einer Wasserleitung sich in Schrecken erregenden Mengen zeigte1). Es war dieses bekanntlich im Jahre 1878 in Berlin der Fall.

Die erste Vermehrungsweise ist durch das Vermögen sämmtlicher, einen Faden zusammensetzenden Zellen bedingt, sich jede, wenn sie durch irgend eine Ursache isolirt worden sind, zu einem neuen Faden zu entwickeln. Wenn somit die Zellen sich aus ihrer alten Rostscheide befreien (Fig. 1 *D*, bei *k*) und, bevor sie noch eine neue Hülle gebildet haben, durch den Strom des Wassers oder durch irgend einen Stoss abgebrochen werden, so ist damit der Keim zu einer oder mehreren Flocken gegeben. Aber ausserdem besitzt die Pflanze noch andere Arten der Vermehrung. In den dickeren Fäden theilen die Zellen sich nicht nur, wie in den dünneren, der Quere, sondern auch der Länge nach. Dabei spaltet sich jede Zelle in zwei oder auch in vier neben einander liegende Tochterzellen. Diese letzteren sondern sich ab und bilden die sogenannten Mikrosporen (Fig. 1 *G*). Sobald in einem Faden, in welchem dieser Process stattgefunden hat, die Zellen ihre Scheide in üblicher Weise verlassen, treten diese Mikrosporen als zahllose, völlig getrennte Gebilde hervor, welche sich bald im Wasser zerstreuen. Jede Mikrospore fängt, sofort nach ihrer Befreiung, an, sich zu theilen. Dieses geschieht in allen Richtungen des Raumes und bald ist ein kleines Klümpchen entstanden, welches aus Hunderten von Zellen besteht. Die Scheiden, welche jede Zelle um sich herum bildet, zerfliessen hier zu einem Schleime, welcher aber in gewohnter Weise sich durch Bildung von Eisenoxyd färbt. Mittelst dieses Schleimes ist das ganze Gebilde irgendwo der Wand des Wasserbehälters oder irgend einem darin befindlichen Gegenstande angeklebt. Nach einiger Zeit ändert sich

---

1). W. ZOPF, Entwickelungsgeschichtliche Untersuchung über *Crenothrix polyspora*, die Ursache der Berliner Wassercalamität. 8⁰, 1879, und W. ZOPF, Zur Morphologie der Spaltpflanzen. 4⁰, 1882, S. 36—39.

der Gang der Entwickelung, indem jede Zelle des Klümpchens zu einem langen Faden heranwächst. In einigen von diesen theilen sich die Zellen nur der Quere nach, und bilden die sogenannten Makrosporen; in anderen entstehen die oben beschriebenen Mikrosporen.

Die zu Fädenbündeln ausgewachsenen Schleimklümpchen sind die bekannten Flocken der *Crenothrix*. Doch entstehen diese letzteren bei rascher Vermehrung auch in anderer, der Losreissung weit günstigeren Weise. Es findet solches erstens dann statt, wenn die Mikrosporen nicht frühe genug aus ihrer Scheide heraustreten, oder wenn bei diesem Process ein Theil der Sporen in der Scheide zurückbleibt. Sie keimen dann innerhalb dieser, und durchbrechen jede, indem sie zu einem neuen Faden heranwachsen, die alte Hülle. Ein ganzes Bündel solcher neuer Fäden kann somit, an der Ursprungsstelle, noch durch die alte Scheide verbunden sein. Zweitens aber beobachtet man eine scheinbare Verzweigung oft in der Weise, dass zahllose Zellen sich auf einer alten Scheide festgeklebt haben und hier gekeimt sind (Fig. 1 *H*). Derart entstandene Flocken bildeten die Hauptmasse dieser Verunreinigungen in dem Rotterdamer Wasserwerke.

Diese Art der Verzweigung kann sich nun wiederholen, und zwar so oft, dass viele Flocken dadurch die bereits erwähnte Grösse von über 1 cm erreichen. Es ist klar, dass solche Gebilde äusserst leicht von ihrem spröden Stiele, der alten todten Scheibe abbrechen, und so dem Strome des Wassers mitgegeben werden können.

Jede Zelle kann somit, durch fortgesetzte Theilungen, zu einem neuen Flocken heranwachsen. Sind Nährstoffe in hinreichender Menge vorhanden, so folgen die Theilungen rasch auf einander. Dazu kommt, dass jeder kleine Faden immer und immer wieder eine neue Scheide bildet. Aus den kleinsten Anfängen kann in dieser Weise in kurzer Zeit eine ganz erhebliche Verunreinigung des Wassers entstehen. Zieht man dabei in Betracht, aus wie verdünnten Lösungen unsere Pflanze ihre Nährstoffe zu schöpfen vermag, und dass sie in völliger Dunkelheit ebenso kräftig lebt, als am Tageslichte, so ist es klar, das sie durch alle ihre Eigenschaften zu einer wahren Pest der Wasserleitungen gestempelt wird.

§ 2. *Das Auftreten von Crenothrix in dem städtischen Wasserwerke im Jahre 1887.*

Nachdem die Berliner Wassercalamität die Veranlassung gegeben hatte, die *Crenothrix* auch in den Wasserleitungen anderer Städte

aufzusuchen, wurde sie in 1882 in Amsterdam und in 1883 in Rotterdam beobachtet. Jedoch nur in geringen Mengen und an einzelnen Tagen des Jahres. In Amsterdam hat sie seitdem regelmässig zugenommen, wenn auch nicht in solchem Maasse, dass häufige Klagen von Seiten der Einwohner geäussert wurden. In Rotterdam blieb sie bis zum Frühling 1887 sehr selten, obgleich sie alljährlich in den heissen Tagen des Sommers im Leitungswasser zu finden war. Um die genannte Zeit aber liefen bei der Direction der Wasserwerke mehrfache Klagen über ungenügende Reinheit des Wassers ein, und wurde von dem Herrn Director die Anwesenheit erheblicher Mengen von *Crenothrix*, sowohl in dem Röhrennetze in der Stadt, als wie in den Canälen und Behältern der Anstalt festgestellt. Mit zunehmender Sommerwärme nahm das Uebel sichtlich zu, und veranlasste dann im Juni desselben Jahres die Ernennung der in der Einleitung genannten Commission.

Die erste Aufgabe dieser Commission war, sich von der allgemeinen Verbreitung der Eisenbacterien im Röhrensysteme der Leitung zu überzeugen. Dazu wurde an zwölf, möglichst von einander entfernten Stellen in der Stadt Wasser aus den Hauptleitungen, durch die Feuerpfosten (Hydranten) geschöpft. Es ergab sich, dass bei kräftiger Durchspülung ein brauner Absatz aus den Röhren hervortrat, der namentlich in den sogenannten „todten Enden" zu bedeutenden Mengen angehäuft war. Nach Entfernung dieses Absatzes und nach mehrtägigem Durchspülen des betreffenden Rohrabschnittes konnte das Wasser offenbar nur die direct mitgeführten Flocken enthalten. Aber auch in diesem Fall war deren Menge oft eine nicht unbeträchtliche.

Die mikroskopische Prüfung jenes Absätze lehrte, dass sie vorwiegend aus Fäden und Scheiden von *Crenothrix* gebildet waren. Die ersteren waren lebendig, in allen Stadien und Formen ihrer Entwickelung in grosser Menge aufzufinden, die letzteren waren zum grössten Theile leer und verlassen, oft zerbrochen oder zu einer schleimigen, von Eisenoxydkörnchen erfüllten Masse umgewandelt und der Fäulnis anheimgegeben. Fäulnissbacterien und Infusorien in ungeheuren Mengen bewohnten dieses Substrat. Daneben wurden aber Ueberreste von pflanzlichen und thierischem Ursprunge gefunden, welche mit grosser Wahrscheinlichkeit auf eine Verunreinigung des filtrirten Wassers durch andere Ursachen hinwiesen, und den ersten Anhaltspunkt zur Durchforschung des Wasserwerkes lieferten. Auf die wichtigsten Bestandtheile dieser Präparate werden wir später zurückkommen.

Ach die braunen Flocken, welche, ohne abgesetzt zu sein, im Wasser mitgeführt wurden, bestanden, wie sich erwarten liess, der Hauptsache nach aus *Crenothrix*, welche in ihnen, wie in den Absätzen, in wechselnder Menge von jener anderen Eisenbacterie, der verzweigten *Cladothrix dichotoma*, begleitet war. Da aber diese beiden Arten in der Natur, wie auch in anderen Wasserwerken gar häufig zusammen beobachtet werden, so hatte diese Erscheinung nichts Auffallendes.

Dass die mitgeführten Flocken in dem Röhrennetze der Stadt weiter wachsen, kann keinem Zweifel unterworfen sein. Im strömenden Wasser finden sie offenbar keine Zeit zu irgendwie merklicher Vermehrung, wohl aber kann solches in jenen Absätzen, an Stellen, wo das Wasser in Ruhe ist, der Fall sein. Ob die *Crenothrix* sich auch an der Innenwand der Röhren angeheftet hat, und sich dort in schädlicher Weise vermehrt, haben wir nicht untersucht, obgleich es keineswegs unwahrscheinlich ist.

Zu dieser Einschränkung unserer Aufgabe gelangten wir durch die folgende Ueberlegung. Eine reichliche Vermehrung der *Crenothrix* kann offenbar nur dort stattfinden, wo einerseits die Sporen dieser Pflanze, andererseits die erforderlichen Nährstoffe vorhanden sind. Nun enthält das Wasser der Maas allerdings eine geringe Menge organischer Substanzen in Lösung, aber diese Quantität ist für das Gedeihen der Eisenbacterien viel zu gering. Ohne Zusatz von organischen Bestandtheilen gedeihen sie in unserem Flusswasser ebenso wenig, wie in dem filtrirten Wasser anderer Flüsse. Die schwebenden Detritustheilchen pflanzlichen Ursprunges bieten ihnen aber, im unfiltrirten Wasser, eine Nährquelle, und abgefallene Blätter, abgestorbene Wasserpflanzen und Ueberreste todter Wasserthiere sind für sie das am meisten beliebte Substrat.

Abgesehen von der Frage, ob es je gelingen wird, eine Sandfiltration so lückenlos zu machen, dass nicht von Zeit zu Zeit, an einzelnen Stellen, Bacterien und ihre Keime durchschlüpfen können, dürfen wir also annehmen, dass bei guter Filtration die wichtigste Nährstoffquelle der *Crenothrix* zurückgehalten wird, und dass das filtrirte Wasser sie nicht zu ernähren vermag.

Eine Bestätigung findet diese Ueberlegung theils in einer Betrachtung des zweiten Rotterdamer Wasserwerkes, theils in den in Berlin gemachten Erfahrungen.

Delftshaven hatte früher sein eigenes Wasserwerk. Im Jahre 1886 wurde es mit Rotterdam zu einer einzigen Gemeinde vereinigt, und das kleine, nur mit zwei Filtern arbeitende Werk

wurde unter die Direction der Rotterdamer Wasseranstalt gebracht. Es entnimmt sein Wasser der nämlichen Quelle, nämlich der Maas, und ist also denselben Infectionsursachen ausgesetzt. Dennoch wurde in seinem Röhrensysteme die *Crenothrix* niemals beobachtet, und auch uns gelang es, trotz eifrigen Suchens, nicht, sie dort aufzufinden. Es geht hieraus hervor, dass filtrirtes Maaswasser auch bei vieljährigem Betriebe eines Werkes sehr gut von unserem Feinde freigehalten werden kann.

Die Berliner Wassercalamität vom Jahre 1878 ist durch die November 1883 eingeführte Sandfiltration auf dem Wasserwerke an der Tegelersee völlig beseitigt worden. Bereits im folgenden Jahre (1884) wurde eine deutliche Abnahme nachgewiesen, welche auf ein allmähliches Reinwaschen der Rohrleitungen von den früher entstandenen *Crenothrix*-Ansammlungen hindeutete [1]). Im Jahre 1886 schienen die Eisenbacterien aus der Leitung vollständig verschwunden zu sein. Sie wurden noch im Jahre 1885 an einzelnen Entnahmestellen in der Stadt beobachtet, seitdem aber nicht wieder gesehen [2]).

Bei richtiger Filtration dürften wir also annehmen, dass auch aus unserem Röhrennetze die braunen Flocken wieder verschwinden würden. Eine eingehende Untersuchung der Leitung schien uns somit nicht geboten.

Noch in einer zweiten Hinsicht glaubten wir unsere Untersuchung einschränken zu müssen. In dem Berichte des Prof. Dr. O. Brefeld und des Dr. W. Zopf über die Untersuchungen des Tegelerwassers [3]) gelangen diese Forscher zu der Folgerung, dass die *Crenothrix* „in ausgedehnter Verbreitung im Wasser des Bodens" vegetire. Sie leiteten diesen Satz aus der mikroskopischen Untersuchung des Schlammes ab, welcher aus zu diesem Zwecke gebohrten Brunnen aus einer Tiefe von 10—20 Metern aus dem Boden des Tegeler Werkes emporgehoben wurde. Da aber gleichzeitig mit der *Crenothrix* auch lebensfrische grüne Algen in jenen Präparaten gesehen wurden [4]), und diese offenbar unmöglich längere Zeit im Dunklen gelebt haben können, so entstand der Verdacht, dass diese Algen, und mit ihnen vielleicht auch die *Crenothrix*,

1) Arbeiten aus dem k. Gesundheitsamte. Bd. 1. 1885. Heft I, S. 21, 22.

2) Bericht über die Untersuchungen des Berliner Leitungswassers vom Juni 1885 bis April 1886. Ausgeführt von dem hygienischen Institute der Universität Berlin. 1887. 8°. S. 14.

3) Berlin, J. Sittenfeld. 1879. S. 6.

4) W. Zopf, Untersuchung über *Crenothrix polyspora*. Berlin 1879. S. 19.

durch Spalten im Boden aus benachbarten Wässern den Brunnen zugespült sein könnten.

Wir haben nun den erwähnten Versuch auf dem Rotterdamer Werke wiederholt. Zwischen den Filtern, in der Nähe von stark inficirten Stellen, wurden Nortonröhren in den Boden eingeschlagen, und Schlamm aus der Tiefe von einigen Metern hervorgeholt. Nur dort, wo ein rascher und reichlicher Zufluss von Wasser die Anwesenheit von Spalten im Boden verrieth, enthielten die Proben *Crenothrix* und mit dieser auch verscheidene grüne Algen, welche offenbar den benachbarten Filter-Bassins entstammten. Aus den meisten Brunnen kamen aber weder Algen noch Eisenbacterien zum Vorschein.

Aus diesen Versuchen leiten wir ab, dass die *Crenothrix*, wenigstens auf dem Rotterdamer Werke, nicht im Boden vegetirt. Dementsprechend haben wir auf eine fernere Untersuchung des Bodens verzichtet. Der Erfolg hat die Berechtigung dieser Einschränkung bestätigt, indem die Orte der Vermehrung der *Crenothrix* von uns anderwärts aufgefunden wurden.

Nach diesen beiden Einschränkungen lautete unsere Aufgabe also dahin, dass die Orte und die Bedingungen der gewaltigen Vermehrung der *Crenothrix* in den Bassins, Filtern und Canälen des Wasserwerkes zu ermitteln seien.

Die erhaltenen Resultate behandeln wir in drei Gruppen, deren erstere die offenen Bassins behandelt, während die zweite die Canäle des unfiltrirten Wassers, und die dritte die Reinwasserräume bespricht.

§ 3. *Die Vegetation in der Maas und in den offenen Bassins.*

Unsere *Crenothrix* scheint in stehenden Gewässern und Flüssen weit verbreitet zu sein. Um Berlin fand sie Zopf fast in allen kleineren stehenden Gewässern, Teichen, Tümpeln und Gräben, und namentlich in solchen, die faulende Substanzen enthielten. Ebenso in fliessenden Gewässern an schmutzigen und übelriechenden Stellen. Auch in Pommern wurde die Pflanze von dem genannten Forscher in Gräben und Tümpeln beobachtet. Und zwar überall in Begleitung der bereits oben genannten Eisenbacterie *Cladothrix dichotoma* und der gemeinen Schwefelbacterie *Beggiatoa alba* [1]). Auch in der Spree und im Tegelersee [2]) ist

1) W. Zopf, Zur Morphologie der Spaltpflanzen. 1882. 4⁰. S. 36.
2) Arbeiten aus d. k. Gesundheitsamte Bd. I. 1885. S. 21.

sie beobachtet worden. Ebenso beobachtete ich sie in einer Probe von Wasser, welches aus der Vecht in der Nähe der Prise d'eau der neuen Wasserleitung von Amsterdam geschöpft war, und im Wasser der Dünenwasserleitung von Amsterdam ist sie seit vielen Jahren eine gewöhnliche Erscheinung.

Auch in der Maas gehört *Crenothrix* keineswegs zu den seltenen Gewächsen, und auch hier fanden wir sowohl sie, als ihre beiden oben genannten Begleiter. Herr Dr. F. Dupont beobachtete sie ferner in verschiedenen anderen Gewässern in der Nähe unserer Stadt, und namentlich in der nächsten Umgebung des Wasserwerkes, in stehenden Schmutzgewässern.

Wir beobachteten die drei namhaft gemachten Riesenbacterien theilweise in losgerissenen Fäden und Flocken, vorwiegend aber festgeheftet auf verschiedenen Wasserpflanzen (*Potamogeton pectinatus*, *Ceratophyllum submersum* etc.), und auf faulenden Blättern.

Dass diese Bacterien aus dem Flusse mit dem Wasser in die Bassins unserer Anlage gelangen, kann keinem Zweifel unterworfen sein. Zum Ueberflusse haben wir aber die Thatsache in directer Weise festgestellt. Dazu wurde im August 1887 in der Oeffung der Prise d'eau während einiger Stunden ein Stück Flanell gespannt, welches zwar das Wasser durchliess, die mitgeführten schwebenden Theile aber zurückhielt. In diesen wies dann die mikroskopische Untersuchung die Anwesenheit jener Bacterien, neben zahllosen anderen mikroskopischen Organismen, nach. Eine Wiederholung dieses Versuches, etwa einen Monat später, lieferte dasselbe Resultat.

Aus dem Flusse wird das Wasser zunächst in drei grosse Behälter (vgl. die Kupfertaf., *C*, *D*, *E*) gelassen, in denen es vorschriftsmässig während 24 Stunden ruhig stehen soll, um den mitgeführten Schlamm möglichst vollständig abzusetzen. In diese offenen Bassins gelangt es durch einen überwölbten Canal (Tafel, *P* *P'*), dessen Lebewelt wir aber erst im nächsten Paragraphen behandeln wollen. Die Bassins haben zusammen eine Oberfläche von 40.000 M^2. Sie konnten in den Jahren 1880—1888 wegen der zu starken Inanspruchnahme der Anlagen nicht gereinigt werden, und boten im Sommer 1887 eine reiche Vegetation von Wasserpflanzen, unter denen die Wasserpest, *Elodea canadensis* bei Weitem vorherrschte. Auf diesen Pflanzen, auf todten Blättern, faulenden Baumästen u. s. w. fanden wir dieselbe Welt mikroskopischer Wesen, wie im Flusse. Eisen- und Schwefelbacterien, Diatomeen, Desmidieen, Saprolegnien, Amoeben, Infusorien, Rota-

torien etc. in fast unübersehlichem Formenreichtum. Hier und dort lebten einzelne Muscheln (*Dreyssena polymorpha)*, Süsswasserschwämme *(Spongilla [Meyenia] fluviatilis*), Moosthierchen (namentlich *Paludicella Ehrenbergii* und *Plumatella repens)*, und die Hornpolypen des süssen Wassers *(Cordylophora lacustris*). Doch wurden diese Arten vorwiegend auf den todten Aesten gefunden, welche in der Nähe des Ausflusscanales (*FG)* von den dort befindlichen Krippen (*c d e)* zurückgehalten worden waren. Ich hebe diese Arten besonders hervor, weil sie im nächsten Paragraphen in den Vordergrund unserer Betrachtung treten werden.

Crenothrix Kühniana war in diesen Bassins wohl überall zu finden. Sie wuchs auf den Wasserpflanzen, den abgefallenen Baumblättern und Aesten, und bedeckte in grosser Menge ganze Rasen von Saprolegnien. Auch sie war namentlich in der Nähe des Ausflusscanales am reichlichsten entwickelt. Sie ernährte sich offenbar reichlich von den Zersetzungsproducten der üppigen Fauna und Flora dieser Bassins.

Es was also klar, dass der vorübergehende, ungereinigte Zustand dieser Bassins die erste Ursache der Vermehrung der Eisenbacterien war. Statt der vereinzelten Fäden und Sporen, welche vom Flusse in die Bassins geführt wurden, und deren Eindringen selbverständlich nicht zu umgehen ist, enthält das von seinem Schlamm zum Theil befreite Wasser jetzt eine grosse Menge von Zellen, Fäden und Flocken der *Crenothrix*, welche reichlich genügten, um das ganze Werk in kürzester Frist völlig und an allen zugänglichen Stellen zu inficiren.

Glücklicherweise sind die Bassins nach der Inbetriebnahme der neuen Anlagen, im Jahre 1889, gereinigt worden, und sind Maassregeln getroffen, welche ein regelmässiges Säubern für die Zukunft sichern. Damit ist aber nur Ein Vermehrungsort unseres Feindes beseitigt worden, wie sich im Folgenden ergeben wird.

§ 4. *Untersuchung der überwölbten Canäle für das unfiltrirte Wasser.*

Nachdem das Wasser die im vorigen Paragraphen besprochenen Bassins passirt hat, muss es aufgepumpt und auf die Filter gebracht werden. Die Pumpen stehen in dem Maschinengebäude (*A A*, auf der Tafel) und sind ziemlich weit von den Bassins und den neuen Filtern entfernt. Von den ersteren führt zu ihnen ein grosser, 185 Meter langer und etwa drei Meter hoher unterir-

discher Canal (*FG*). Aus den Pumpen gelangt das Wasser zunächst durch gusseiserne Rohre in einen Behälter, der sich in den Kellerräumen (*B*) des Wasserthurmes befindet, und hier als „Kellerreservoir" bezeichnet werden mag. Aus diesem fliesst es auf schwach geneigtem Wege den Filtern zu, und zwar zuerst durch zwei eiserne Rohre (*ff'* und *gg'*), fernerhin aber durch einen 350 m langen Canal (*K L M*), der zwischen den in zwei Reihen liegenden Filtern läuft, und endlich durch die, diesem Canale seitlich entspringenden und den einzelnen Filtern entsprechenden Röhren-Anlagen.

Dieser lange Weg, den das Wasser vor seiner Filtration im Dunklen zu durchlaufen hat, bildet nun, sowohl in biologischer Beziehung, als in Hinsicht auf die Aufgabe für unsere Arbeiten eine der wichtigsten Theile unserer ganzen Untersuchung. Wir konnten ihn an verschiedenen Stellen und zu verschiedenen Zeiten besuchen, nachdem jedesmal der betreffende Abschnitt für uns theilweise leer gepumpt worden war. Nur die eisernen Röhren sind uns unzugänglich geblieben, von den Canälen und dem Kellerreservoir aber dürfen wir unsere Beschreibung als eine hinreichend vollständige betrachten.

Der grosse Zufuhrcanal (*FG*) und das Kellerreservoir (*B*) sind seit 1874 in ununterbrochenem Betrieb; das letztere war daher niemals, das erstere seit 1880 nicht gereinigt worden. Der Canal (*K L M*) zwischen den neuen Filtern war gleichzeitig mit diesen gebaut und also erst seit einem Jahre in Betrieb genommen. Wir hatten also die Gelegenheit, die Finsterwelt unserer Wasseranlage in den verschiedensten Stadien der Entwickelung zu studiren.

Im vorigen Paragraphen wurde erwähnt, dass das Wasser aus der Maas den Bassins durch einen überwölbten Canal (*P P'*) zugeleitet wird. Dieser Canal hat eine Länge von 50 m, und ist 4 m hoch und 1,5 m breit. In ihm herrscht volle Finsterniss, und wir wollen seine Vegetation deshalb auch an dieser Stelle behandeln. Der Betrieb hat nicht erlaubt, dass wir diesen Canal im Sommer 1887 untersuchten, doch habe ich solches im Jahre 1889 nachgeholt, als der Canal, während des Reinigens der Bassins, nahezu ganz leer war.

Ich komme jetzt zu der Beschreibung der üppigen und merkwürdigen Vegetation van Thieren und Bacterien, welche diese unterirdischen Besuche uns kennen gelehrt haben.

Fast überall waren die Wände, soweit sie während des normalen Betriebes von Wasser bedeckt sind, reichlich mit lebenden

Organismen bekleidet. Diese bildeten eine nahezu lückenlose Decke, von wechselnder Zusammensetzung. Eine Ausnahme bildeten nur zwei der drei durch Mauern getrennten Abschnitte (*r r′ r″* auf der Tafel), aus denen das Kellerreservoir (*B*) zusammengesetzt ist. In den ersteren (*r*) strömt das Wasser aus den Pumpen mit grosser Gewalt ein, hier sind die Wände frei von jeder lebendigen Bekleidung. Der hintere Abschnitt (*r″*) ist nur durch Ein Rohr mit dem mittleren verbunden, das Wasser tritt hier aus und ein, hat aber keine regelmässige Strömung. Wir beobachteten hier nur einzelne Lebewesen, welche offenbar mit eingeschleppt worden waren, nebst vielen todten Schalen und Häuten. Die Wände waren aber nicht mit organischen Bildungen ausgekleidet. Dagegen war der mittlere Abschnitt, welcher regelmässig von einem sanften Strome durchlaufen wurde, einem prachtvollen Aquarium zu vergleichen.

Wir wollen unsere Beschreibung der Lebewelt der finstern Räume mit diesem Abschnitte (*r′*) anfangen. Soweit das Wasser reichte, sahen wir überall auf der Wand grosse, prachtvoll weisse Rasen von Süsswasserschwämmen *(Spongilla (Meyenia) fluviatilis L.)* [1]), welche die Wand als eine dünne Schicht bekleideten und sich fast nirgendwo in einzelnen Zweigen von dieser abhoben. Viele erreichten einen Diameter von 30—40 cm, die meisten waren kleiner, einige offenbar noch ganz jung. Die grüne Farbe, welche diese Spongillen am Lichte anzunehmen pflegen, fehlte hier völlig; der Symbiose mit grünen Algen können die Schwämme also im Dunkeln ohne irgend welchen Nachtheil entbehren.

Zwischen den Schwämmen sassen Süsswassermuscheln (*Dreyssena polymorpha)* in unzählbaren Mengen mit ihren Byssusfäden der Mauer angeheftet. Junge und alte Individuen, bisweilen zu kleinen Colonien vereinigt, und nicht selten von den Schwämmen überzogen. Daneben auch todte Schalen.

Was aber am meisten unser Auge fesselte, war eine so üppige Vegetation von Hornpolypen *(Cordylophora lacustris*, Fig. 2 *A*, S. 540), wie sie wohl selten beobachtet wird. Sie bedeckten hauptsächlich die Schalen der Muscheln, sassen aber auch auf weiten Strecken der Mauer selbst, stellenweise sogar den Schwämmen auf, indem sie zo zu sagen überall die Lücken der Beklei-

---

1) Für die Bestimmung der Spongille benutzte ich, u. A., E. POTTS, Contributions towards a Synopsis of fresh-water sponges, Proceedings Acad. Nat. Sc. Philadelphia 1887, S. 158.

dung ausfüllten. Die Polypenstöcke erreichten eine Länge von 2—2,5 cm und waren überall mit den schönen weissen Tierchen mit ihren zahlreichen Tentakeln bedeckt. Die Tierchen selbst sind etwa ½ mm lang, und können sich in ihre Röhrchen zurückziehen. Ganze Rasen haben wir in das Laboratorium hinaufgebracht und am Lichte tagelang in voller Lebensfrische aufbewahrt. Mit ausgestreckten Tentakeln konnten sie hier leicht durch Sublimat fixirt werden.

Diese Hornpolypen ernähren sich von den frei schwimmenden Thierchen und Pflänzchen, welche der unaufhörliche Wasserstrom ihnen in reichlichster Menge, zuführt. Ich fixirte ein Exemplar gerade in dem Augenblicke als es einen kleinen Wurm (*Anguillula)* zur Hälfte verschluckt hatte.

Auf und zwischen diesen Cordylophoren wimmelte die mikroskopische Fauna in zahllosen Formen von Vorticellen, Acineten, Infusorien, Rotatorien u. s. w. Aber auch Naiden und andere Würmer, Wasserasseln und Flohkrebse, Wasserschnecken (*Bythinia tentaculata)* und eine kleine Muschelart (*Sphaerium corneum*) waren in Menge aufzufinden [1]). Mangel an Nahrung hatten diese Thiere hier offenbar nie zu befürchten und die Abwesenheit des Lichtes schützte sie vor den vielen Feinden, die im freien Flusse ihre Reihen so energisch zu dünnen pflegen.

So prachtvoll dieses in ununterbrochener Finsterniss waltende Leben sich ausgebildet hatte, und so sehr es in rein biologischer Hinsicht unser Interesse in Anspruch nahm — für uns hatte es eine ganz andere Bedeutung. Denn hier wucherte die *Crenothrix* frei und unbeschränkt, hier bildete sie die grossen braunen Flocken, wie sie in dem weiteren Laufe des Wassers überall gefunden wurden. Die Schalen der Muscheln und die Stämme der Hornpolypen waren von einem dichten Filze unserer Eisenbacterie überzogen, kein Präparat war von diesem Pilze frei. Dunkelbraune, zu dichten Bündeln zusammengefügte Scheiden, aus deren Spitzen die blasseren und farblosen Fäden hervorragten, in allen Stadien des Entwickelungsprocesses. Scheiden mit Mikrosporen, und solche, welche durch deren Keimung zu reich verzweigten Stämmen ausgebildet waren. Abgerissene Flocken, welche noch zwischen den Polypenstöckchen verwirrt umhertrieben wurden hier und dort beobachtet, weitaus die grössten Mengen

---

1) Für die Bestimmung der Mollusken benutzte ich S. CLESSIN, Excursions-Molluskenfauna.

sassen aber noch an Ort und Stelle fest, wo sie entstanden waren. Was losgerissen wurde, wurde offenbar in der Regel sofort durch den Strom des Wassers mitgeschleppt und aus dem Kellerreservoir entfernt.

Soviel über das Leben in jenem Behälter. Dieser bildete aber nur einen kleinen Theil des ganzen unterirdischen Laufes des Wassers vor der Filtration. Aber er kann gewissermaassen als Typus für das ganze System dieser Canäle gelten, deren Wandungen überall eine ähnliche Fauna trugen und überall in derselben Weise von *Crenothrix* überwuchert waren. Eine Wandfläche von weit über tausend Quadratmetern bot unserem Feinde seit Jahren die üppigste Gelegenheit zu unglaublicher Vermehrung!



Fig. 2. Leitungsmoose aus den dunklen Canälen in etwa zweifacher natürlicher Grösse. *A* Hornpolyp des süssen Wassers, *Cordylophora lacustris;* die einzelnen Tierchen zeigen ihre Tentakeln ausgestreckt. *B*, *C* und *D*, Moosthierchen. *B Plumatella lucifuga (fruticosa)*, mit zwei ausgestreckten Thierchen und vier länglichen Statoblasten s. *C. Plumatella repens*, mit Thierchen und rundlichen Statoblasten *s. D. Paludicella Ehrenbergii* mit zwei Thierchen.

Betrachten wir jetzt die Fauna dieses grossen Finsterraumes in ihren wichtigsten Zügen mehr im Einzelnen, so ist zunächst hervorzuheben, dass Schwämme und Muscheln überall die grössten Bestandtheile lieferten. *Spongilla fluviatilis* und *Dreyssena polymorpha* fehlten nirgends. An die Stelle der Cordylophoren traten aber hier und dort andere, in ihrem Wachsthum und ihrer Lebensart ähnliche Organismen. Diese gehörten aber nicht den Polypen an, sondern den Bryozoen oder Moosthierchen, und waren nicht in einer, sondern in mehreren Arten vertreten (Fig. 2

B C D). Alle aber sahen wie verzweigte braune, von weissen Blumentierchen besetzte Röhren aus, welche je nach der Art in dichtem Filze ihr Substrat überzogen, oder wie kleine Bäumchen frei ins Wasser hervorragten. Mit den Cordylophoren zusammen sind sie von den Wasserfachmännern als „Leitungsmoos” benannt worden.

Von diesen Moosthierchen waren drei Arten in den dunklen Canälen des Wasserwerkes weit verbreitet. Es sind dieses die, ihrer Unterlage dicht anliegende *Paludicella Ehrenbergii* v. Ben. (Fig. 2 *D*), die grossentheils frei emporragende *Plumatella lucifuga* Vaucher (= *P. fruticosa* Allman, Fig. 2 *B*), und die theils kriechende, theils abstehende *Plumatella repens* L. (Fig. 2 *C*)[1]). Die ersten und letzten Arten kommen auch, wenn auch in geringer Menge, in den offenen Bassins vor (vgl. S. 536), wo vermuthlich die zweite nur durch einen Zufall unserem Auge entgangen sein wird.

Ueberall waren die braunen Röhrchen der Plumatellen und Paludicellen mehr oder weniger dicht von *Crenothrix* überzogen, welche auch die Schalen der Muscheln und stellenweise sogar die Mauer selbst auskleidete.

Die einzelnen Abschnitte des Canalsystems boten gewisse Unterschiede in der quantitativen Zusammensetzung ihrer Faune, welche wohl zum Theil von der Geschwindigkeit des Wasserstromes und von der Entfernung vom Anfangspunkte, und zu einem anderen Theil vom Alter der Vegetation selbst bedingt waren. Die wesentlichsten Züge sollen im Folgenden mitgetheilt werden.

Der grosse Canal (*PP'* auf der Tafel) zwischen dem Flusse und den Bassins war auf seiner ganzen Wand, soweit diese vom Wasser bedeckt zu sein pflegte, mit Muscheln (*Dreyssena*) besetzt. Zwischen und zum Theil auf diesen sassen die Schwämme, jedoch in geringerer Ausdehnung als in den übrigen Canälen. An vielen Stellen war die Mauer dicht von *Paludicella Ehrenbergii* überdeckt, welche über Muschelschale und Schwämme, über die Steine der

---

1) Die Bestimmung der Moosthierchen nach J. Jullien, Monographie des Bryozoaires d'eau douce, Bull. Soc. Zool. France X 1885, S. 91. Die Stöcke der *Paludicella* sind leicht kenntlich an den Querwänden, welche die einzelnen Thierchen von einander trennen, und welche den *Plumatellen* und *Cordylophoren* fehlen. Letztere haben dicke, dunkelbraune, die *Plumatellen* dünne, meist blassbraune Wände. Die *P. lucifuga* hat längliche Statoblaste (Keime) und die einzelnen Thierchen sitzen auf ziemlich langen Zweiglein, während *P. repens* rundliche Statoblaste hat, und Thierchen, welche aus ganz kurzen Zweiglein sich hervorstülpen.

Mauer wie über die hölzernen Balken sich gleichmässig verbreitete. Stellenweise wuchs hier auch die *Plumatella lucifuga* (*fruticosa*) in kleinen, dichten und hohen, hartröhrigen Rasen. Cordylophoren fand ich dagegen nicht. Die *Crenothrix*, welche die Rasen des Leitungsmooses überall bewohnte, hatte hier, zu der Zeit meines Besuches (April 1889), keine sehr grossen Flocken gebildet.

Der zweite grosse Canal (*F G*) führt von den Bassins zu den Pumpen. Auch seine Wand ist von Muscheln und grossen Rasen von *Spongilla fluviatilis* nahezu völlig bedeckt, die Spongillen erheben sich hier nicht selten zu kleinen, bisweilen sogar verzweigten Aesten. In der Nähe der Bassins wuchern *Paludicella Ehrenbergii* und *Plumatella lucifuga* in weiter Ausdehnung und auf ihnen überall die *Crenothrix*, oft in grossen brauen Flocken. Auch die *Cordylophora* wächst hier auf den Muscheln, auf der Mauer und sogar auf den eisernen Thüren. Ueberall ist sie reichlich mit *Crenothrix* besetzt.

In einiger Entfernung von den Bassins war die Bekleidung der Wände mehr lückenhaft, die Muscheln waren nicht so dicht gedrängt, die Schwämme weniger gross. Die Moosthierchen waren hier viel seltener, doch nahm die *Cordylophora* eher zu als ab. Mit zunehmender Entfernung schien auch die Bekleidung abzunehmen. Doch so weit wir sehen konnten, fehlte sie nirgendwo auf grösseren Strecken. *Crenothrix* trug sie überall reichlich.

Aus diesem Canale kommt das Wasser durch die Pumpen in das Kellerreservoir (*B*), dessen Lebewesen wir oben geschildert haben. Und aus ihm, durch die zwei eisernen Rohre (*ff'* und *gg'*) in den langen, aber nicht so breiten und hohen Canal (*K L M*) zwischen den neuen Filtern.

Dieser Canal war im Sommer 1887 erst seit einem Jahre in Betrieb. Dagegen hatte er während dieser Zeit stets das mit den Abfällen der oben beschriebenen Wandbekleidung beladene, Wasser zu leiten. Dieses führte abgerissene Zweige der Leitungsmoose und Keime in grosser Menge an, und es kann somit nicht Wunder nehmen, dass in dieser kurzen Zeit die ganze Wand, bis zum Niveau des Wassers, dicht mit einer ähnlichen Vegetation ausgekleidet wurde. Hauptsache waren hier die Schwämme (*S. fluviatilis*) in zahllosen kleinen Rasen, von meist weniger als 5 cm Diameter; zwischen ihnen zerstreut kleine Colonien von jungen Muscheln (*Dreyssena polymorpha*) und einzelne erwachsene Exemplare. Nur an einzelnen Stellen Moosthierchen, *Plumatella lucifuga*, dagegen überall *Cordylophora*, die ganze Mauer in einem Rasen

bedeckend, welcher nur von den Schwämmen, kaum von den Muscheln unterbrochen war. Und überall wieder zwischen und auf den Hornpolypen dieselbe reichhaltige mikroskopische Fauna und dieselbe unerschöpfliche Fundgrube von Eisenbacterien.

Die frei lebende Thierwelt in den Canälen haben wir nun in geringem Grade beachtet. Sie war im Allgemeinen dieselbe wie in dem Kellerreservoir, sowohl bezüglich der mikroskopischen Organismen, wie auch der grösseren Formen, namentlich der Schnecken (*Bythinia tentaculata* und *Limnaea auricularia*), der Flohkrebse und Wasserasseln.

Der ganze Lauf des unfiltrirten Wassers musste also als Infectionsstelle für *Crenothrix* betrachtet werden. Statt vorläufig gereinigt zu werden, gelangte das Wasser in viel unreinerem Zustande auf die Filter, als es in dem Flusse selbst innegehabt hatte.

Um uns von der Verunreinigung des Wassers durch Aufnahme von *Crenothrix* auf diesem Wege zu überzeugen, haben wir folgende Versuche ausgeführt. Es wurden jedesmal zwei Schirme aus Flanell quer in den Weg des Wassers gestellt und zwar derart, dass an der betreffenden Stelle alles den Canal passirende Wasser durch das Tuch filtrirt wurde. Vorversuche hatten gelehrt, dass diese Filtration, bei geringer Stromesgeschwindigkeit, eine sehr vollständige ist. Denn wenn die beiden Schirme dicht hintereinander stehen, so bleibt der zweite stets rein. Um die Mengen des Filtrationsrückstandes vergleichen zu können, wurde Sorge getragen, dass die beiden Schirme stets während gleich langen und womöglich in derart entsprechenden Zeiten aufgestellt würden, dass dasselbe Wasser die beiden Schirme zu passiren hatte. Das eine Mal stand der erste Schirm an der Schöpfstelle, *Prise d'eau* (unweit *P* auf der Tafel) und der zweite im neuen Canal beim ersten der neuen Filter (No. 9). In dem zweiten Versuche war das erste Tuch dort ausgespannt, wo das Wasser aus dem Bassin *E* in den grossen Canal (*FG*) eintritt, während das zweite wiederum bei dem Filter No. 9 aufgestellt war. Während dieses Versuchs wurde nur das Bassin *E* benutzt, die Schieberhähne bei *d* und *e* blieben geschlossen. In beiden Versuchen war der Rückstand auf dem zweiten Tuche bedeutend grösser als auf dem vorderen. Statt gereinigt zu werden, hatte das Wasser also sehr erhebliche Mengen von schwebenden Bestandtheilen aufgenommen. Diese ergaben sich, bei mikroskopischer Prüfung, als grossentheils aus *Crenothrix*-Flocken und ferner aus Schwammnadeln, abgerissenen Zweigen

von Moosthierchen und Hornpolypen und anderen Abfällen der Fauna der Canäle zusammengesetzt.

In diesem unreinen Zustande gelangte das Wasser auf die Filter. Noch in den Mündungen der Zuflussröhre wuchs die *Crenothrix* auf den dort vorhandenen Cladophoren und anderen grünen Algen reichlich. Und wurde über diese Oeffnungen ein Tuch gespannt, so war solches bereits nach einer Stunde ganz braun von Eisenbacterien.

Dass wir in dem Absatze des Wassers auf dem Sande der Filter *Crenothrix*, Nadeln von Schwämmen, Stöcke der Moosthierchen u. s. w. gefunden haben, braucht nach dem Mitgetheilten kaum erwähnt zu werden.

Dagegen ist hervorzuheben, dass bei guter Filtration von dieser ganzen reichen Fauna keine Spur in die Behälter und Canäle des filtrirten Wassers gelangen kann. Und thatsächlich fehlte die Lebewelt festsitzender Thiere diesen letzteren Räumen in Rotterdam durchaus, wie wir in § 6 noch näher auseinandersetzen werden. Nur die *Crenothrix* und einzelne frei umherschwimmende Thierarten werden wir dort zu verzeichnen haben. Nur diese gelangen somit in das Rohrnetz der Stadt. Dass aber dennoch die Verunreinigung des Wassers vor dem Filtriren ihre bedenkliche Seite hat, wird in § 7 zu erörtern sein.

§ 5. *Biologische Betrachtungen über das Leben in dunklen Wasserräumen.*

Ganz anders gestaltet sich das Leben im Dunklen wie im offenen Flusse. Einige wenige Arten, welche dort meist nur eine untergeordnete Rolle zu erfüllen haben, gelangen hier zur Oberherrschaft, und entwickeln sich in solcher Ueppigkeit, wie vielleicht nie in der freien Natur.

Betrachten wir die Bedingungen dieser Erscheinung, so treten uns zwei Punkte sofort als maassgebend entgegen. Erstens fehlt die grosse Nahrungsquelle des Thierreiches, die grüne Pflanzenwelt, im Dunklen völlig. Organische Substanz wird hier nicht producirt und das Leben im Dunklen setzt fortwährende Zufuhr von Nährstoffen aus dem Flusse voraus. Diese werden aber nur zum kleinen Theile in der Form von frei schwimmenden grünen und braunen Algen (Diatomeen, Desmidieen u. s. w.) geboten, zu einem anderen Theile als pflanzliche und thierische Abfälle, zum grössten Theile aber wohl als lebendige Thiere von meist mikros-

kopischer Kleinheit. Nur solche Arten, welche von diesen Nährstoffen leben, können also in den dunklen Canälen reichlich gedeihen.

Zweitens aber macht die Finsterniss den Gebrauch der Augen zur Unmöglichkeit. Dieser Umstand schliesst zahllose grössere und kleinere Raubthiere aus. Zwar können diese vom Strome in den unterirdischen Bezirk eingeführt werden, dort können sie aber ihr Leben nur kurze Zeit fristen, und werden es wohl nie zur Fortpflanzung ihrer Art bringen. Moosthierchen und Hornpolypen, welche sonst den kleineren Raubthieren eine reichliche Beute gewähren, sind somit hier vor diesen Feinden geschützt, daher ihre fast unbeschränkte Vermehrung.

Während die reiche Auskleidung der Wand, namentlich in dem neuen, damals erst seit einem Jahre gebrauchten Canal, eine gewaltige Vermehrung der festsitzenden Formen völlig beweist, so ist es von den frei lebenden Thieren in den meisten Fällen schwer zu sagen, ob die vorhandenen Individuen alle als eingeführt zu betrachten sind, oder ob einzelne Arten sich auch in den Canälen fortpflanzen und dort einheimisch geworden sind. Die grosse Individuenzahl dürfte, bei einem täglichen Wassertransporte im Sommer von etwa 40 000 M^3, wohl nicht eine Entscheidung gestatten. Und eine nähere Untersuchung dieses Gegenstandes lag ausserhalb unserer Aufgabe.

Ich stelle jetzt die wichtigsten und häufigsten, von uns beobachteten Formen zusammen. Die Liste macht auf Vollständigkeit selbstverständlich keinen Anspruch.

I. Mollusken.
Dreyssena polymorpha *Pall.*
Sphaerium corneum *L.*
Bythinia tentaculata *L.*
Limnaea auricularia *L.*

II. Crustaceen.
Gammarus pulex *L.*
Asellus aquaticus (*L.*) *Ol.*

III. Bryozoën.
Paludicella Ehrenbergii *von Ben.*
Plumatella lucifuga *Vaucher* (fruticosa *Allman*).
„ repens *L.*

IV. Hydrapolypen.
Cordylophora lacustris *Allm.*

V. Schwämme.
Spongilla (Meyenia) fluviatilis *L.*

Ausserdem fanden wir einerseits vereinzelte kleine Aale, andererseits verschiedene Würmer (*Naiden*, *Anguillula* u. s. w.), Rotatorien, Acineten, Vorticellen und andere Infusorien, die meisten gewöhnlichen Formen von Amoeben (z. B. *A. limax*, *A. proteus*, *A. guttula*, *A. radiosa*, *Actinophrys Eichhornii*, *Difflugien* und *Euglyphen*). Ferner *Pandorina*, *Volvox* und andere eingeschleppte grüne Algen, und endlich die Schwefel- und Eisenbacterien *Beggiatoa alba*, *Cladothrix dichotoma* und *Crenothrix Kühniana*.

Jetzt wollen wir dieses Ergebniss vergleichen mit dem, was in anderen Wasserwerken unter ähnlichen Umständen beobachtet wurde. Leider fand ich, in der mir zugänglichen Literatur nur Eine Stadt, für welche die Lebewelt der finstern Wasserräume eingehend studirt worden ist. Es ist dieses Hamburg, wo die betreffende Thierwelt das ganze Röhensystem der Stadt bewohnt, und zu verschiedenen Zeiten von verschiedenen Forschern studirt wurde [1]).

Hamburg entbehrte, wenigstens bis in die letzte Zeit, einer Centralfilteranlage. Das Wasser aus der Elbe wurde ohne eingehende Reinigung in die Leitung eingepumpt, und den Bewohnern war es überlassen, in ihren Häusern das Wasser zu filtriren. Die ganze Leitung der Stadt war also den lebenden Keimen und kleineren Organismen aus der Elbe zugänglich, genau so wie bei uns die Canäle, welche das Wasser den Filtern zuführen. Doch ist ein wichtiger Unterschied hervorzuheben. Die Hamburger Finsterwelt lebt unter dem Hochdrucke der Wasseranstalt (20—25 Meter), die unsrige ohne Druck und in Canälen, welche grösstentheils nicht bis zu ihrer Decke vom Wasser erfüllt sind. Freie Luft enthält die Hamburger Leitung nicht, die Thiere leben von dem im Wasser in gelöstem Zustande mitgeführten Sauerstoffe. Die Röhren sind selbstverständlich viel enger, wie die unterirdischen Canäle des Rotterdamer Wasserwerkes, und dementsprechend wird dort die Geschwindigkeit des Stromes, wenigstens in den Hauptleitungen, bedeutend grösser sein als hier.

Dr. K. Kraeplin untersuchte die Fauna der Leitung, theils indem

1) Hartwig Petersen, „Die Bewohner der Hamburger Wasserleitung" in Verhandl. d. Vereins f. naturw. Unterhaltung. II. Bd. Hamburg 1876. S. 246—248. — Karl Kraepelin, Die Fauna der Hamburger Wasserleitung, Abhandl. d. Naturw. Vereins in Hamburg. IX. Bd. Heft I. 1886.

er grosse Mengen Wassers aus den Hauptröhren durch eine geeignete Siebvorrichtung ausfliessen liess, theils durch Ausschöpfen des Inhaltes einzelner Röhrenabschnitte. Ueberall lebte eine reiche Thierwelt, deren festsitzende Formen die Innenwand der Röhre mit einer mehrere Centimeter dicken Schicht bekleideten. Die Zusammensetzung dieser Schicht war an verschiedenen Entnahmestellen in der Stadt keineswegs überall dieselbe, sie wechselte, je nach diesen Stellen in ähnlicher Weise, wie wir solches in Rotterdam beobachteten. Ebenso wechselnd war das Heer der freilebenden Formen.

Kraepelin, dessen Arbeit aus rein zoologischem Interesse unternommen wurde, und der seinen Gegenstand in viel eingehenderer und erschöpfenderer Weise behandelt als wir, gibt eine Liste von etwa 60 Arten, welche er in dieser Weise gesammelt hat. Auffallend ist auf den ersten Blick die merkwürdige Uebereinstimmung dieser Fauna in ihren Hauptzügen, mit der Rotterdamer. Die Wand der Röhren in Hamburg war vielfach von Schwammmassen (*Spongilla fluviatilis* und *S. lacustris*) ausgekleidet. Die Mollusken bildeten fast stets einen hervorstechenden Bestandtheil der Proben und als häufigste Muschel ist *Dreyssena polymorpha* zu bezeichnen. Sie kleidet zweifelsohne weite Strecken des Röhrennetzes aus. Von den Schnecken war *Bithynia tentaculata* die häufigste, ebenso wie bei uns. Hunderte und Tausende von Wasserasseln (*Asellus aquaticus*) und zahlreiche Flohkrebse (*Grammarus pulex*) brachte fast jede Probe herauf; welche bedeutende Rolle diese Thierchen in Rotterdam spielen, werden wir in unserem zweiten Aufsatze sehen.

Das Leitungsmoos war auch in Hamburg massenhaft vertreten, und zwar zum Theil durch *Cordylophora lacustris*, zum Theil durch die Bryozoën, unter denen *Paludicella Ehrenbergii* und *Plumatella* sp. an die Rotterdamer Fauna erinnern, während ausserdem noch drei von uns nicht beobachtete Arten gefunden wurden.

Mit anderen Worten: d i e W a n d d e r L e i t u n g e n d e s u n f i l t r i r t e n W a s s e r s i s t i n R o t t e r d a m u n d H a m b u r g d e r H a u p t s a c h e n a c h m i t d e n s e l b e n T h i e r f o r m e n a u s g e k l e i d e t.

Was die weiteren von Kraepelin aufgezählten Formen anbelangt, so finden wir darunter theilweise dieselben Arten, wie in Rotterdam, theilweise andere. Da unsere Commission diese Thiere aber nur sehr nebenbei berücksichtigt hat, so unterlasse ich eine eingehende Vergleichung.

Ausser dieser ausführlichen Untersuchung der Hamburger Ver-

hältnisse fand ich die Finsterwelt der Wasserleitungen nur für Philadelphia, und zwar nur in einer kurzen Notiz behandelt. Die merkwürdige Uebereinstimmung an einem so weit entfernten Orte veranlasst mich aber, diese Notiz ziemlich vollständig wiederzugeben [1]).

Fairmont-reservoir ist ein Hochreservoir der Trinkwasserleitung von Philadelphia, und liegt auf einem Hügel. Das Wasser wird von den Pumpen durch ein Rohr in diesen Behälter gebracht, und fliesst durch ein anderes Rohr, unter entsprechendem Drucke, der Stadt zu. E. Potts hatte im Jahre 1884 zufällig die Gelegenheit, dieses Reservoir zu untersuchen, als es wegen einer Reparatur auf kurze Zeit entleert worden war. Leider konnte er nicht in den Raum selbst absteigen, sondern nur von oben her die Fauna betrachten. Die Wände waren grossentheils von Schwämmen ausgekleidet (*Spongilla fragilis, Meyenia fluviatilis, M. Leidyi*), und auch in dem Schlamm auf dem Boden wuchsen solche (*Spongilla lacustris*). Sie waren blassgrün, der Raum somit für gewöhnlich nicht völlig finster. *Cordylophora lacustris* bildete um das Ausflussrohr herum einen ununterbrochenen Rasen von mehreren Metern, untermischt mit Schwämmen und Bryozoën. Von letzteren werden genannt: *Pectinatella magnifica, Urnatella gracilis, Paludicella erecta* und *Plumatella* spp. Ferner Infusorien, Rotatorien, Würmer etc.

Auch in dem Hauptrohre, welches das Wasser der Stadt zuführt, also in voller Finsterniss, lebten der Hauptsache nach dieselben Arten. Dieses wurde bei einer späteren Gelegenheit constatirt, als eine andere Reparatur einen Einblick in diese Leitung erlaubte.

Es wäre äusserst wichtig, wenn an verschiedenen anderen Orten die überwölbten Canäle und Röhrenleitungen des unfiltrirten Wassers auf ihre etwaigen Bewohner geprüft würden. Freilich sind solche dunkle Räume wohl selten auf Wasserleitungsanstalten in solcher Ausdehnung vorhanden, wie in Rotterdam. Doch wird die Vermuthung, dass sie überall, wo sich die Gelegenheit bietet, dieselbe merkwürdige Lebewelt beherbergen, wie hier, durch die Uebereinstimmung mit den erwähnten Erfahrungen in Hamburg und Philadelphia sehr wahrscheinlich gemacht.

Bei unserer Schilderung haben wir in diesem Paragraphen die

---

1) E. Potts, On the minute Fauna of Fairmont-Reservoir. — Proceed. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, 1884, S. 217—219.

Crenothrix noch nicht erwähnt. Sie ist leider weder von Kraepelin, noch von Potts berücksichtigt worden. Doch dürfte sie den von diesen Forschern studirten Wasserleitungen kaum fehlen.

Dass auch dieser Organismus eine kosmospolitische Verbreitung hat, geht bereits aus den in § 3 S. 534 angeführten Thatsachen hervor. Sein häufiges Vorkommen in Wasserleitungen bestätigt diese Erfahrung. Ich kann aber in dieser Richtung leider nur die bekannten Angaben kurz zusammenstellen.

Auf dem Tegeler Wasserwerke bei Berlin, welches anfangs das Wasser aus tiefen Brunnen schöpfte und ohne Filtration der Stadt zuführte, stellte sich die bekannte Infection mit *Crenothrix* schon im ersten Sommer des Betriebes (1878) ein, und nahm die Verunreinigung mit den gelblichen und bräunlichen Flocken des Brunnenfadens (*Crenothrix*) in den darauf folgenden Jahren derart zu, dass sie als ein schwerer Uebelstand empfunden wurde [1]). Die Ursache dieser Verunreinigung lag in den Tiefbrunnen, deren Wand ohne Zweifel von einer massenhaften Vegetation dieser Eisenbacterie ausgekleidet war [2]).

Ausser auf dem Tegeler Werke wurde die *Crenothrix* bei Berlin auch auf dem Charlottenburger Hippodrom- und Stralauer Wasserwerke, in dem Tiefbrunnen der Lichterfelder Wasseranlage und in dem Brunnen der Strafanstalt Plötzensee in grösserer oder geringerer Menge beobachtet [3]). Ein Sammelbrunnen der älteren und das Reservoir der neuen Hallischen Leitung enthielten die Bacterie gleichfalls [4]). Auch in russischen Wasserwerken ist sie häufig zu finden und die Magdeburger Leitung war durch den Brunnenfaden stark verunreinigt [5]). Cohn fand die *Crenothrix* in verschiedenen Brunnen in Breslau, ebenso wurde sie in Proskau und in denen des Bades Cudowa, wahrscheinlich auch in München gesehen.

Giard beschreibt das massenhafte Vorkommen in der Wasserleitung zu L i l l e, deren Wasser bei E m m e r i n geschöpft wird [6]). Seit einigen Jahren kannte man dort die übelriechenden

1) Arbeiten aus d. K. Gesundheitsambte. Bd. I. 1885. Heft I. Untersuchungen über die Beschaffenheit des Berliner Leitungswassers in der Zeit vom Juli 1884 bis April 1885 von Dr. G. Wolffhügel. S. 2.

2) Vergl. Bericht v. Dr. O. Brefeld u. Dr. W. Zopf über die Untersuchungen des Tegeler Wassers. 1879. S. 7.

3) Zopf, *Crenothrix polyspora*. 1879. S. 16.

4) Ibid.

5) Zopf, Morphologie der Spaltpflanzen. 4⁰. 1882. S. 36.

6) Alf. Giard, Comptes rendus. 1882. T. II. p. 247.

braunen Flocken, als im Frühling 1882 das Wasser plötzlich derart verunreinigt war, dass es überhaupt nicht mehr zu gebrauchen war. Sogar die Pferde wollten es nicht mehr trinken. Die *Crenothrix* vermehrt sich hier theilweise in dem Hochreservoir, theilweise in den von diesem zur Stadt führenden Canälen und wird namentlich dann in grossen Mengen losgerissen, wenn die Bewegung des Wassers durch Regengüsse plötzlich und bedeutend beschleunigt wird.

§ 6. *Crenothrix in den Reinwasserräumen.*

Ueberall, wo die braunen Flocken des Brunnenfadens in dem Röhrensysteme einer Wasserleitung gefunden werden, ist solches ein Zeichen mangelnder oder fehlerhafter Filtration. Durch gute Sandfilter, bei richtigem Betriebe, dringen weder die Sporen der *Crenothrix*, welche ja zu den grössten unter den Bacterien gehören, noch auch die schwebenden organischen Theilchen, welche durch ihre Fäulniss die Hauptquelle der Nahrung für die Eisenbacterien in den Wasserleitungen abgeben.

Selbstverständlich dürfen auch auf dem ganzen Wege des Wassers von der unteren Fläche der Sandschicht bis zu den Orten des Verbrauchs keine Quellen organischer Nährstoffe sich vorfinden. Der Gebrauch des Holzes ist somit bei den Anlagen der Reinwasserräume möglichst zu vermeiden. Die Verbindungen der Röhrenstücke, welche ja zunächst durch Werg geschlossen zu werden pflegen, geben gleichfalls eine Nährstoffquelle ab, und vom Strome mitgeschleppte Fasern dieses Werges findet man gar häufig von der *Crenothrix* umsponnen. Doch scheint diese letztere Quelle der Verunreinigung bis jetzt noch niemals bedenklich geworden zu sein.

In der Rotterdamer Wasserleitung trat, wie in der Einleitung erwähnt wurde, die *Crenothrix* im Frühling des Jahres 1887 zuerst in grösseren Mengen auf. Es war dies der erste Frühling, nachdem die dreizehn neuen Filter (No. 9—21) auf der Tafel in Betrieb genommen waren. Dass den Filtern, in Folge der viel zu starken Inanspruchnahme der alten Anlagen während einer Reihe von Jahren, ein mit *Crenothrix* stark verunreinigtes Wasser zugeführt wurde, haben wir im § 4 ausführlich erörtert. Aber bei guter Filtration hätten die Flocken ebenso völlig zurückgehalten werden müssen, wie die gröberen Ueberreste der in § 4 geschilderten Thierwelt. Verglichen mit dem Flusswasser hätte das Lei-

tungswasser höchstens in seinem Gehalte an gelösten organischen Stoffen bereichert, nicht aber mit schwebenden Bestandtheilen beladen werden dürfen.

Aber eine Sandfiltration ist, auch bei grösster Anstrengung, nie ein so absoluter Process, dass der Grad der Reinheit des zu filtrirenden Wassers dabei völlig gleichgültig sein würde. Die localen und vorübergehenden Störungen kann man selten und geringfügig machen, völlig ausschliessen kann man sie nicht. Um dieses klar zu machen, wollen wir den Vorgang des Filtrirens etwas eingehender betrachten.

Im Jahre 1874 wurde in Rotterdam eine Commission eingesetzt, welche diesen Process für die hiesigen Verhältnisse genau zu erforschen hatte 1). Sie fand, dass die Reinigung des Wassers keineswegs gleichmässig in der ganzen Sandschicht stattfindet, sondern vorwiegend in der obersten, an mikroskopischen Organismen (namentlich Diatomeen) so überaus reichen Schichte, welche sich während der Filtration allmählich ausbildet. Je besser diese Schichte entwickelt ist, um so vollständiger wirkt das Filter, aber um so grösser wird auch der Widerstand gegen den Durchgang des Wassers. Letzterer erreicht endlich einen solchen Grad, dass der Betrieb des Filters nicht länger vortheilhaft ist. Dann muss das Filter gereinigt, d. h. diese obere Schichte abgetragen werden, und nun fängt das Spiel von Neuem an.

Dieselbe Erfahrung ist überall gemacht worden, wo Leitungswässer durch Sand geklärt werden. Sie ist am ausführlichsten und gründlichsten bearbeit worden von Piefke, in seinen „Principien der Reinwassergewinnung vermittelst Filtration" 2). Dieser Verfasser zeigte, dass es vorwiegend die Schleimbildenden Bacterien sind, welche dem Sande das Filtrationsvermögen verleihen. Sie wandeln die obere Schicht des Sandes in eine förmliche Gallerte um, und entwickeln sich in den nächstfolgenden Schichten zwar viel langsamer, aber doch so, dass diese sich an der Filtration in gewissem Grade betheiligen und dass sie, nach der Reinigung des Filters, recht bald zu der eigentlichen filtrirenden Gallerte heranwachsen können.

---

1) Rapport van de Commissie tot onderzoek betreffende het water der Drinkwaterleiding te Rotterdam, Juni 1875. Die mikroskopische Untersuchung der Sandschichten wurde von Prof. P. Harting in Utrecht ausgeführt.

2) C. Piefke. Die Principien der Reinwassergewinnung vermittelst Sandfiltration. Berlin 1887; Derselbe, Aphorismen über Wasserversorgung, Zeitschrift f. Hygiene von Koch und Flügge. 1889. Bd. VII. Heft I. S. 128.

Ohne Mithülfe von Organismen filtrirt der Sand nicht. Allerdings hält er die gröberen Gegenstände, für welche seine Poren zu klein sind, zurück, aber sowohl der feingetheilte Lehm, als die schwebenden Bacterien und deren Keime gleiten leicht durch die nur von glatten und harten Quarzkörnchen begrenzten Poren hindurch. Um diese zurückzuhalten, muss die Oberfläche dieser Körnchen klebrig sein, und solches wird sie nur durch den erwähnten Bacterienschleim.

Es geht nun hieraus hervor, dass in den ersten Tagen nach jedem Reinigen die Bacterienschichte nur noch unvollständig ausgebildet ist. Daher dass man in dieser Zeit mit äusserst geringer Geschwindigkeit das Wasser durchsickern lässt. Aber es wird kaum zu vermeiden sein, dass Bacterien, und sogar Keime der *Crenothrix*, in geringer Menge, unter diesen Umständen in die tieferen, nicht mehr klebrigen Lagen des Sandes gerathen, aus denen sie dann später, bei zunehmender Geschwindigkeit des Filtrirens, mit in den Reinwasserraum geschleppt werden.

Jede vorübergehende Durchbrechung der Schlammschichte während des Filtrirens wird denselben Erfolg haben. Einzelne Keime passiren, und werden dann von den tieferen, sterilen Sandschichten nicht mehr zurückgehalten. Bekannte Ursachen solcher Durchbrechungen sind erstens das Aufsteigen von Luftblasen, welche etwa nach dem Reinigen im Sande, oder gar nach gänzlicher Entleerung des Filters unterhalb der Sandschicht zurückgeblieben wären; dann aber das Durchbohren der oberen Schichte durch Würmer und andere Thiere, und das Aufwühlen des Bodens durch Aale, u. s. w. Je ruhiger die Schleimschichte des Filters, um so vollständiger ist der Vorgang.

Je reiner nun das zu filtrirende Wasser von aufwühlenden Thieren und von Bacterien und Keimen ist, desto seltener sind diese Durchbrechungen, und desto geringer ist die Zahl der Organismen, welche bei jeder einzelnen in die tieferen Schichten werden gerathen können.

In Bezug auf die *Crenothrix* kommt es dabei mehr auf ihre Nährstoffe, als auf ihre Keime an. Letztere absolut fern zu halten, ist wohl unmöglich; die Nährstoffe brauchen nur soweit hinabgedrückt zu werden, dass sie eine merkliche Vermehrung des gefürchteten Feindes nicht gestatten. Und dieses kann durch sorgfältige Filtration eines gut abgelagerten Flusswassers durch Sand sicher und in sehr vollkommenem Grade erreicht werden.

Trotz der unvermeidlichen kleinen Störungen kann durch Sand-

filtration auch das Wasser unseres Flusses, der Maas, derart gereinigt werden, dass es eine Vermehrung der *Crenothrix* im Röhrensysteme unmöglich macht. Dieses lehrt die S. 532 erwähnte auf dem zweiten Rotterdamer Wasserwerke, *Delftshaven*, seit Jahren gemachte Erfahrung.

Nach diesen einleitenden Bemerkungen kehre ich zu der Beschreibung der von unserer Commission angestellten Untersuchungen zurück. Diese lehrten, dass die Verunreinigung des filtrirten Wassers durch *Crenothrix* durch zwei ganz verschiedene Ursachen bedingt wurde. Die erstere bezieht sich auf die Mängel der neuen Filter (No. 9 bis 21 auf der Kupfertafel) und auf den gleichzeitig mit ihnen erbauten Canal *K L M*. Die zweite aber liegt in dem Umstande, dass das filtrirte Wasser aus diesem Canale durch einen Theil des alten Canalsystemes (und zwar durch *O S Q R* auf der Tafel) dem Reinwasserkeller und den Pumpen zugeführt wurde.

Wir haben diese beiden Ursachen getrennt von einander zu behandeln. Die erstere bewirkte nur eine verhältnissmässig geringe Verunreinigung, die letztere aber lieferte in 1887 nahezu die ganze Menge der im Reinwasserkeller aufgefangenen und der in die Stadt gelangenden Flocken.

Betrachten wir somit zunächst die neuen Filter und ihren Abflusscanal. Das Terrain des Wasserwerkes liegt dicht am Flusse und ausserhalb des grossen Flussdeiches, welcher es auf der ganzen Nord-Ost-Seite begrenzt und auf der Tafel bei *V* theilweise sichtbar ist. Ein solcher Boden ist bekanntlich in hohem Grade geneigt, den Lasten grösserer Neubauten in den ersten Jahren nachzugeben. Risse in den Mauern sind die Folge; sie fehlen auch anderen Bauten auf dem weichen Boden unseres Vaterlandes nicht. In wie weit diese Risse durch eine andere Bauart der Filter weniger schädlich hätten gemacht werden können, haben wir hier nicht zu untersuchen. Thatsache ist, dass sie in keinem der dreizehn neuen Filter, nachdem diese während eines Jahres in Betrieb gewesen waren, fehlten. Sie führten das zu filtrirende Wasser aus dem einen Filter so oft in die Reinwasserräume der benachbarten, als ein Unterschied im Niveau dazu den erforderlichen Druck lieferte. Und während des Reinigens sind solche Unterschiede selbstverständlich nicht zu umgehen. Sie gestatteten sogar unter Umständen das Eindringen von Wasser aus einem benachbarten Graben (bei X, X auf der Tafel) in diesen Raum.

Von dem Vordringen der *Crenothrix* auf diesen Wegen haben

wir uns durch directe Beobachtungen überzeugt. Es wurde dazu ein Filter (No. 21) leergepumpt und durch Entfernung der Sandschicht mit ihrer Unterlage an verschiedenen Stellen ein Eintritt in den Reinwasserraum eröffnet. Das Wasser, das hier und dort durch Risse hereinströmte, wurde untersucht, indem es entweder in Flaschen aufgefangen, oder während seines Austrittes aus dem Risse einer scharfen Beobachtung unterworfen wurde. In beiden Fällen wurden zahlreiche grössere und kleinere Flocken von *Crenothrix* gefunden. Und die sie begleitenden mikroskopischen Organismen, unter denen lebhaft schwimmende Pandorinen und andere grüne Algen in voller Lebensfrische gesehen wurden, zeigten uns deutlich, dass das einströmende Wasser von den benachbarten Behältern unfiltrirten Wassers (Graben, Filterbassins oberhalb der Sandschicht) herstammte.

Im Reinwasserraume unterhalb der Sandschicht hatten die eingeführten Keime aber, während des Einen Betriebsjahres, noch zu keiner bedeutenden Vegetation Veranlassung gegeben. Hier und dort und namentlich in der Nähe der Risse fanden wir die Mauer mit grossen Schleimmassen der Schwefelbacterie *Beggiatoa alba* bedeckt [1]), und solche waren gleichfalls auf den Balken zu finden, welche die Sandschicht trugen. In diesem Schleime fehlten andere Organismen, und namentlich die Eisenbacterien *Cladothrix dichotoma* und *Crenothrix Kühniana* nicht; sie gaben dem Schleime auf der Mauer, nicht aber auf den Balken, eine intensiv gelbe Farbe. Aber zu den bekannten Flocken bildete sich die *Crenothrix* in diesem Raume noch nicht heran.

Aus den Reinwasserräumen der einzelnen Filter tritt das Wasser in einen langen, gemeinschaftlichen Canal, der unter dem Canale des unfiltrirten Wassers (*K L M* auf der Tafel) liegt, und das Wasser den Pumpen zuführt. Die Wand dieses Canales war noch ganz frei von jeglicher Vegetation, mit Ausnahme einer einzelnen kleinen Stelle, an der, in der Umgebung eines kleinen Risses, *Crenothrix* sich vorfand. Durch diesen Canal wurden also wesentlich nur diejenigen Verunreinigungen mitgeführt, welche als solche durch die Risse in den Filtermauern gegangen waren.

Die Menge dieser Verunreinigungen war keine sehr beträchtliche. Dieses ergab sich aus directen Versuchen, welche nach der bereits erwähnten Methode der flanellenen Schirme [2]) angestellt

1) Ueber Schwefelbacterien, vergl. S. Winogradsky, in der Botanischen Zeitung. 1887. Nr. 31—37.

2) Vergl. S. 535.

wurden. Zu verschiedenen Zeiten haben wir solche Schirme in diesen Canal eingesetzt, zum Theil an den Mündungen einzelner Filter, zum Theil an solchen Stellen, dass das Wasser aus mehreren oder allen Filtern sie passiren musste. Die Schirme schlossen den Canal auf seiner ganzen Breite und Tiefe; sie sammelten alle Unreinheiten auf. In diesen fanden sich stets in reichlicher Menge Fäden von *Crenothrix* neben zahllosen Infusorien, Diatomeen, Würmern, Abfällen u. s. w. Aber grössere Flocken von *Crenothrix* waren hier im Jahre 1887 eine seltene Erscheinung.

Als Hauptquelle der Vermehrung der *Crenothrix* in dem Reinwasserraume stellte sich, wie erwähnt, der Abschnitt (*O S Q R*) des Canals heraus, der zwischen dem erwähnten neuen Canale und den Pumpen lag. Dieser Abschnitt war nicht neugebaut worden, sondern es war dazu ein Theil des alten Canales benutzt worden, der seit der Einrichtung der Werkes (1874) das filtrirte Wasser aus den alten Filtern den Pumpen zugeführt hatte. Er hatte eine Länge von 120 m, eine Höhe von etwa 2 m und eine Breite von etwa Einem Meter, und enthielt eine Reihe, seinen Innenraum quer durchsetzende Balken, welche zur Festigung der Mauern angebracht waren. Dennoch waren diese Mauern an manchen Stellen gerissen, und gestatteten sie somit ein Eindringen ungereinigten Wassers aus den benachbarten alten, ausser Gebrauch gestellten Filtern.

Den hohen Grad der Verunreinigung in diesem Canale lernten wir durch den folgenden Versuch kennen. Er wurde an seinem Anfange und seinem Ende, also bei *N* und bei *Q*, durch einen Schirm aus Flanell völlig abgesperrt. Der erstere Schirm diente nur dazu, die schwebenden Theile aus dem Wasser zu entfernen, bevor es in diesen Abschnitt einströmte. Wäre der alte Canal rein gewesen, so hätte also der zweite Schirm rein bleiben müssen. Dieses war aber keineswegs der Fall; im Gegentheil war bereits nach kurzer Zeit dieser Schirm dicht mit den braunen Flocken der *Crenothrix* bedeckt. Täglich gibt dieser Theil des Canalsystems solche bedeutende Mengen von *Crenothrix* ab, dass das Wasser, welches aus ihm in den Reinwasserkeller tritt, in diesem Sommer (1887) stets durch metallene Drahtsiebe gereinigt werden musste, und dass diese Siebe innerhalb eines Tages häufig ganz von den Eisenbacterien verstopft wurden. Ich habe von diesen Sieben auffallend grosse, oft über 1 cm lange Flocken in erstaunlichen Mengen gesammelt.

Der geschilderte Befund veranlasste uns zu einem Besuche

dieses Canals. Es war leicht, seine Wände in der Nähe der alten, jetzt verschlossenen Schieber, welche früher das Wasser aus den vier benachbarten Filtern hereinliessen, zu untersuchen, da diese Stellen direct zugänglich waren. Es brauchte dazu nur das Wasser bis zu einer gewissen Tiefe entfernt zu werden. Schwieriger war es, den Canal auf einer längeren Strecke zu durchwandern, da er dazu so vollständig wie möglich leergepumpt werden musste, und solches nur Nachts geschehen konnte. Auch eignete sich der Bau, wegen der vielen Querbalken, wenig zu einem solchen Besuche. Es gelang uns aber, diese Schwierigkeiten zu überwinden und den wichtigsten Herd der Vermehrung der *Crenothrix* mit eigenen Augen anzuschauen.

Zunächst ist hervorzuheben, dass die lebendige Bekleidung der Wände, welche den Canälen des unfiltrirten Wassers fast nirgendwo fehlte, hier nicht vorhanden war. Von Schwämmen, Muscheln und Leitungsmoos sahen wir keine Spur. Die reiche Vegetation von *Crenothrix* welche diese Organismen dort bedeckte, konnten wir hier also nicht erwarten. Dagegen wuchsen die Eisenbacterien hier ohne Vermittelung auf den Mauern und Balken. Diese waren überall mit einem braunen Ueberzuge bekleidet, welcher meist sehr dünn war und nur hier und dort grössere Flocken von *Crenothrix* trug. Streckenweise war aber die Mauer mit ausgedehnten Rasen von Eisenbacterien bedeckt, welche sie wie mit einem sammetartigen Filz überzogen, und sich bei mikroskopischer Prüfung ganz aus grossen, etwa 1 cm hohen, dunkelbraunen Flocken von *Crenothrix* zusammengesetzt zeigten. Aus den braunen Scheiden ragten überall die farblosen gegliederten Fäden hervor. Auf den Balken war die Vegetation anscheinend junger, oder doch weniger weit entwickelt, die braunen Fäden seltener und die farblosen häufiger. Vielleicht aber werden sie hier leichter vom Strome abgerissen, als an der Seitenwand des Canales.

Sobald diese Quelle der Verunreinigung als solche nachgewiesen war, wurde seitens unserer Commission der Antrag gestellt, den betreffenden Canal ausser Betrieb zu stellen und durch eine neue gusseiserne Rohrleitung zu ersetzen. Dementsprechend wurde von den betreffenden Behörden beschlossen, und die neue Leitung konnte im Frühling des nächsten Jahres (1888) in Gebrauch genommen werden. Der Erfolg entsprach unseren Erwartungen: die Menge des Brunnenfadens nahm in dem Röhrensysteme der Stadt plötzlich und sehr ansehnlich ab.

Doch war diese Abnahme keine so vollständige, als wir gehofft

hatten. Denn inzwischen hatte sich der so sehr gefürchtete Feind an anderen Stellen des Reinwassercanales festgesetzt. Der neue Canal, der nach einjährigem Betriebe noch frei von ihm war, lieferte in den beiden folgenden Jahren immer grössere Mengen von braunen Flocken. Eine Untersuchung im August 1889 zeigte, dass auch jetzt eine Bekleidung mit Schwämmen, Muscheln und Leitungsmoos nicht vorhanden war, und dass die Flocken der *Crenothrix* direct den Mauern ansassen. Und zwar sowohl in dem Canale, als in dem neuen Behälter des reinen Wassers in der Nähe des neuen Maschinengebäudes. Die Dichte und Dicke der sammetartigen Rasen war an verschiedenen Stellen verschieden; auch waren einzelne Theile während des Sommers bereits gereinigt worden. Hier war ein glatter, dunkelbrauner Filz von wenigen Millimetern Dicke über mehrere Quadratmeter ausgedehnt; dort war die Mauer nur braun, aber mit zerstreuten grösseren (bis zu 1 cm grossen) Flocken besäet. Fortwährend wurden Bündel von *Crenothrix* vom Strome mitgerissen, und feine Metallsiebe mussten aufgestellt werden, um diese soviel wie möglich zurück zu halten.

So war somit schon in den drei ersten Jahren des Betriebes der neuen Anlagen eine Infection mit Eisenbacterien eingetreten, welche auch, nachdem die alten Canäle völlig ausser Gebrauch gestellt waren, ein Aufhören des einmal eingetretenen Uebels vereitelte. Glücklicher Weise aber nicht in dem Grade, dass Klagen seitens der Einwohner laut geworden wären. Wir hoffen im Gegentheil zuversichtlich, dass das Uebel nicht wieder die anfängliche, in 1887 eingetretene Höhe erreichen wird, wenn es auch erst durch die in Angriff genommene Verbesserung der Filter völlig beseitigt werden kann.

Fassen wir zum Schluss das biologische Ergebniss dieses Theiles unserer Untersuchungen kurz zusammen. Die Thierwelt, welche wir auf den Wänden der Canäle des unfiltrirten Wassers kennen gelernt haben, fehlte hier. Schwämme, Muscheln, Hornpolypen, Moosthierchen wurden nirgendwo gesehen. Mit ihnen fehlte die ganze grosse Menge von Organismen welche sich zwischen ihnen herumtrieb. Und solches sowohl in den neuen Canälen in den drei ersten Betriebsjahren, über welche sich unsere Studien ausdehnten, als in dem alten, nach mehr als zehnjährigem Gebrauch geschlossenen Canal.

Dagegen gelang es der *Crenothrix*, sich auf den Mauern des Reinwasserraumes anzusiedeln. Im ersten Jahre sahen wir sie noch nicht oder nur spurweise, im zweiten und dritten nahm sie in bedenklicher Weise zu und überzog grosse Strecken der vom Wasser

bedeckten Wand mit ihrem sanftwogenden Filze. Dieser war entweder dünn und mit zerstreuten grösseren Flocken besäet, oder erreichte eine Dicke von einigen mm. In dem alten Canale aber waren diese Rasen über 1cm dick, und lieferten sie dem vorbeifliessenden Wasser fortwährend zahllose grosse Flocken.

Es wäre eine wichtige Aufgabe, zu erforschen, welche Geschwindigkeit des Wasserstromes, bei gegebener Zusammensetzung, dem Brunnenfaden am meisten zusagt. Leider konnten wir in dieser Richtung keine eingehenden Studien anstellen. Doch scheint es, als ob die sehr geringe Geschwindigkeit in den Reinwasserräumen unterhalb der Filter ihr zu üppigem Gedeihen nicht genügt, denn es sind nicht diese, sondern die Canäle, in denen sie am reichlichsten wuchert.

§ 7. *Die Gefahren der Verunreinigung des Wassers vor dem Filtriren.*

Wie kommt es, dass die *Crenothrix* sich im filtrirten Wasser unserer Anstalt so üppig entwickeln konnte; während sie sich doch in den Leitungen des aus der gleichen Quelle schöpfenden Werkes zu Delftshaven, nicht angesiedelt hat?

Eine gute Sandfiltration befreit das Wasser von den schwebenden, organischen und anorganischen Theilchen, sie kann aber den Gehalt an gelösten Bestandtheilen nicht aufheben. Die Eisenbacterien aber leben von gelösten Stoffen, sei es nun, dass diese als solche im Wasser vorhanden sind, oder, wie in den von *Crenothrix* durchwucherten Rasen der Leitungsmoose, an Ort und Stelle aus todten, faulenden Ueberresten entstehen. Das klarste Wasser wird das Wachsthum der Eisenbacterien unterhalten können, wenn es nur einen hinreichenden Gehalt an gelösten organischen Substanzen besitzt.

Und dieser Gehalt braucht gar nicht gross zu sein. Wie bereits erwähnt wurde, fand Winogradsky, dass ein Zusatz von 0,005 bis 0,01% buttersaurem Kalk oder essigsaurem Natron zum Strassburger Brunnenwasser für das Gedeihen von Eisenbacterien genügte 1). Es ist dies ein Grad von Verdünnung, bei welchem bekanntlich die meisten Organismen nicht fortkommen können. Und wenn ein so geringer Gehalt an Nährstoffen in Culturversuchen genügt, in denen das Wasser verhältnissmässig selten erneuert wird, wie unglaublich klein wird dann der erforderliche Gehalt sein

1) Bot. Zeitung 1888 Nr. 17.

in einem Wasser, welches wie in den Reinwassercanälen, fortwährend in raschem Strome an den Bacterienrasen vorübereilt, und somit jeden, auch noch so geringen Verlust, augenblicklich ersetzt!

Sobald das Wasser einer Wasserleitung hinreichend reich ist an gelösten organischen Stoffen werden sich offenbar die Wände der Canäle und Röhrenleitungen mit *Crenothrix* bedecken. Bei der unglaublichen Vermehrung dieser Pflanze braucht es nur einzelner Sporen, um das erste Wachsthum einzuleiten. Und solche dürften wohl nie völlig auszuschliessen sein.

Glücklicher Weise enthält das Wasser der M a a s keine genügende Menge von gelösten organischen Bestandtheilen, um die Vegetation der *Crenothrix* in den Reinwasserräumen zu gestatten. Dieses zeigt uns das bereits mehrfach erwähnte Fehlen dieses Uebels im Wasserwerke zu D e l f t s h a v e n. Aber Winogradsky's citirter Versuch lehrt uns, dass eine geringe Zunahme genügen kann, um die gefürchtete Grenze zu überschreiten.

Es muss sich also zwischen dem Flusse und den Filtern das Wasser in der Weise mit gelösten organischen Bestandtheilen beladen, dass es für das Gedeihen der *Crenothrix* geeignet wird.

Betrachten wir nun aus diesem Gesichtspunkte die Vegetation in den Bassins des unfiltrirten Wassers (*C*, *D* und *E* auf der Tafel) und in den Canälen, welche dieses zu den Pumpen und ferner zu den Filtern leiten.

In den Bassins sollte das Wasser zur völligen Klärung jedesmal 24 Stunden verweilen. In Folge der äusserst stark gesteigerten Inanspruchnahme des Werkes hat diese Zeit aber seit einigen Jahren bedeutend abgekürzt werden müssen. Zwar ist ein neues grosses Bassin entworfen worden, doch ist einstweilen die Klärung des Flusswassers in den alten eine unvollständige. Soweit die schwebenden Theilchen organischen Ursprungs sind und nicht abgesetzt werden, werden sie offenbar durch ihre Fäulniss den Gehalt des Wassers an gelösten organischen Substanzen steigern.

In den Canälen durchläuft das Wasser im Dunklen einen Weg von 600—700 Meter. Fast die ganze von Wasser bedeckte Wand ist auf diesem Wege mit der in § 4 geschilderten Decke von lebendigen Thieren bekleidet. Ihre Auswürfe, ihre todten Körper fallen der Fäulniss anheim, und liefern eine reichliche Quelle gelöster organischer Stoffe.

Es ist somit eine unvermeidliche Folge dieses Zustandes, dass das Wasser vor dem Filtriren nicht nur mit schwebenden, sondern auch mit gelösten organischen Bestandtheilen beladen wird. Und

zwar um so mehr, je langsamer der Strom und je kräftiger das Leben in den Canälen. Der Strom aber wird durch den Verbrauch des Wassers in der Stadt bestimmt, die Intensität des Lebens hängt von der Jahreszeit und der Temperatur ab. Im Winter fördert also die langsame Bewegung des Wassers, im Sommer aber der rasche Stoffwechsel in den lebenden Rasen die Erhöhung des Gehaltes an gelösten organischen Bestandtheilen.

Es fragt sich nun, ob diese Zunahme eine solche ist, dass man von ihr einen Einfluss auf die Vermehrung der Eisenbacterien erwarten kann. Um hierüber ein Urtheil zu ermöglichen, habe ich die Ergebnisse der chemischen Analysen benutzt, welche seit den ersten Jahren des Betriebes unserer Wasserleitung fast ohne Ausnahme wöchentlich ausgeführt worden sind. Aus diesen Zahlen habe ich zunächst mittlere Werthe für die einzelnen Monate jedes Jahres berechnet, und dann, um diese in einer möglichst übersichtlichen Form wiedergeben zu können, daraus die Mittelzahlen für die gleichnamigen Monate je drei auf einander folgender Jahre abgeleitet. Die Schwankungen zwischen den einzelnen Beobachtungen verschwinden dabei grossentheils, jedoch bei Weitem nicht völlig, und die einzelnen Abweichungen gestatten keine genügende Erklärung. Im Grossen und Ganzen aber giebt die Tabelle eine unzweideutige Antwort auf die gestellte Frage.

Tabelle über die Mengen von Kaliumpermanganat, zur Oxydation der organischen Stoffe im Liter Leitungswasser benutzt.

	A	B	C	D	
Monate	1877 — 1879	1880 — 1882	1883 — 1885	1886 — 1888	D—A
Januar	7.5	6.7	6.7	7.4	—0.1
Februar	6.6	7.1	6.2	6.9	0.3
März	6.4	7.6	5.9	6.9	0.5
April	6.0	5.7	5.1	7.4	1.4
Mai	5.2	4.7	4.6	5.6	0.4
Juni	3.6	4.0	4.1	5.9	2.3
Juli	4.2	4.6	3.5	5.2	1.0
August	4.2	4.4	3.4	5.5	1.3
September	4.2	5.1	3.7	4.7	0.5
October	5.1	6.6	5.1	5.6	0.5
November	7.4	7.2	5.7	7.0	—0.4
December	7.4	7.2	8.0	7.9	0.5

Die Zahlen der Tabelle bedeuten Milligramme von Uebermangansaurem Kalium ($KMnO_4$). Die Spalte D-A weist die Differenzen der Spalten D und A an, und bedeutet somit die Zunahme des Gehaltes an organischen Stoffen im Laufe der zwölf Untersuchungsjahre. Berechnet man diese Zunahme aus der Spalte D im Vergleich mit den drei übrigen, zeiht man also von D das Mittel von A, B und C ab, so erhält man ganz ähnliche Zahlen wie D-A.

Abgesehen von den erwähnten Schwankungen sieht man auf den ersten Blick, dass in den ersten Jahren des Betriebes der Gehalt an organischen Stoffen im Sommer etwa halb so gross war, als im Winter. Der letztere Werth ist im Laufe der Jahre nur unwesentlich verändert, im Ganzen und Grossen hat er ein wenig zugenommen. Im Sommer aber ist die Zunahme eine ganz bedeutende gewesen.

Diese Zunahme des Gehaltes an organischen Substanzen ist nicht von einer entsprechenden Vermehrung der anorganischen Stoffe begleitet. Ich habe die wöchentlichen Bestimmungen dieser letzteren in gleicher Weise berechnet, und finde eine mittlere Zunahme von nur etwa 10% des anfänglichen Werthes (185 Milligr. pro Liter im Winter). Diese Zunahme ist am geringsten in den Sommermonaten (etwa 0—8 %), und am grössten im Winter (bis 15 %). Sie hält also mit der Vermehrung der organischen Stoffe nicht gleichen Schritt.

Die angeführte Tabelle reicht bis zum 1. Januar des Jahres 1889. Erst im Frühjahre dieses Jahres hat die Reinigung der Bassins und der Canäle angefangen.

Es ist somit Thatsache, dass der Gehalt des Wassers an gelösten organischen Stoffen im Laufe des Betriebes zugenommen hat. Ich behaupte keineswegs, dass diese Zunahme ausschliesslich in den Bassins und Canälen des unfiltrirten Wassers stattfindet. Denn offenbar liefern die hölzernen Balke, welche in den Filtern die filtrirende Sandschichte tragen, und ferner die Vegetation der *Crenothrix* selbst in den Canälen des reinen Wassers einen nicht zu vernachlässigenden Beitrag dazu. Aber die Eisenbacterien stellen sich mit so äusserst geringer Menge dieser Nährstoffe zufrieden 1), dass jede Quelle von organischen Stoffen als schädlich, oder wenigstens als gefährlich betrachtet werden muss.

1) Eine eingehende Vergleichung dieser Zahlen mit Winogradsky's Versuch ist nicht wohl möglich. Annähernd aber deuten sie auf dieselben Werthe. Aus älteren Analysen von Rotterdamer Wasser (Rapport van de Commissie tot onderzoek van Drinkwater, 1869. Bijlage VII) berechnete ich, dass 1,0 Milligr. Kaliumpermanganat im Mittel etwa 5.0 Milligr. Glüh-

Es fällt dem Biologen schwer, das Todesurtheil über diese wundervolle Lebewelt zu fällen, welche sich ja ausschliesslich in den dunklen Räumen unserer Wasserwerke entwickeln kann. Dennoch betrachte ich die Vollziehung dieses Urtheiles als unerlässlich, wenn es gelingen soll, die *Crenothrix* aus Leitungen zu entfernen, in denen sie sich einmal angesiedelt hat.

Zweite Abhandlung.

DIE WASSERASSELN UND SÜSSWASSERKREBSE.

§ 1. *Die Veranlassung zu dieser Untersuchung.*

Es ist eine bekannte Erscheinung, dass in den Wasserleitungen verschiedener Städte bisweilen kleine Wasserasseln (*Asellus aquaticus*) und Süsswasserkrebse (*Gammarus Pulex*) aus den Hähnen der Hausleitungen zum Vorschein kommen. Erwachsene Exemplare sind dazu freilich zu gross, sie gelangen, wenn zufällig in der Leitung vorhanden, in der Regel nicht zur Beobachtung.

In unserer ersteren Abhandlung haben wir gesehen, dass die festsitzende Thierwelt den Leitungen des filtrirten Wassers fehlt. Solches gilt aber nicht für diese beiden freischwimmenden Arten.

Im Jahre 1887 entwickelten sich diese Krebsarten in den Reinwasserräumen der Wasserwerke zu Rotterdam zu einer wahren Plage, welche kaum weniger bedenklich war, als die gleichzeitige massenhafte Vermehrung der *Crenothrix*. Doch war es leichter, wegen der bedeutenden Grösse dieser Krebsarten, sie vor dem Eintritt des Wassers in die Röhrenleitung der Stadt nahezu sämmtlich zu entfernen. Es geschah

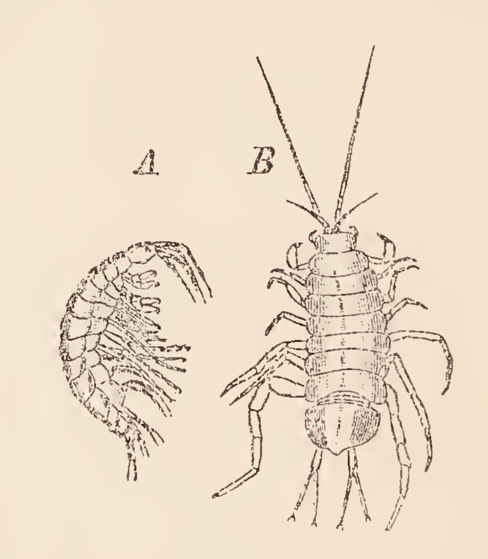


Fig. 3. *A* Süsswasserkrebs, *Gammarus Pulex*, in natürlicher Grösse.
B Wasserassel, *Asellus aquaticus*, ein weinig vergrössert.

---

verlust des Verdunstungsrückstandes bedeutet. Es würden die Zahlen der Tabelle somit auf etwa 0,002 bis 0,004 % aschenfrei berechnete organische Substanz hinweisen. In dem citirten Versuch des russischen Forschers enthielt die Nährlösung der Eisenbacterien 0,0025 bis 0,008 % aschenfrei organische Substanz.

solches durch feine Metallsiebe, welche täglich erneuert und gereinigt wurden, und welche neben den Krebsen auch den grössten Theil der Eisenbacterien zurückhielten.

Die Untersuchungen, welche wir über die Art und Weise der Vermehrung dieser Thiere in den Reinwasserräumen anstellten, wurden auch dadurch wichtig, dass sie zur Auffindung der Ursache anderer, sehr hinderlicher Verunreinigungen leiteten. Es waren dieses erstens kleine, theilweise zersetzte Holzfasern und zweitens zahllose gräuliche Cylinderchen von anfangs unbekannter Abstammung, welche einen grossen Theil des Absatzes, sowohl im Reinwasserraume des Filters, als in den Hauptröhren der Stadt bildeten.

§ 2. *Die Verbreitung der Wasserasseln und Süsswasserkrebse auf dem Wasserwerke zu Rotterdam.*

Wasserasseln und Süsswasserkrebse lebten fast überall in den Bassins und Canälen in erheblichen Mengen. Wir haben sie im vorigen Aufsatze nur gelegentlich erwähnt, um ihr Vorkommen hier mehr im Zusammenhange besprechen zu können.

In den Canälen des unfiltrirten Wassers halten sie sich vorzugsweise in den hohen und dicken Rasen der Leitungsmoose auf. Denn hier finden sie reichliche Nahrung, und treten sie aus ihnen heraus, so werden sie in der Regel sofort von dem Wasserstrome mitgeschleppt. Reisst man Rasen von Moosthierchen oder noch besser von *Cordylophora* mit der Hand ab, so pflegen sie von Süsswasserkrebsen zu wimmeln, sowohl in dem Reservoir, als in den Canälen. Wasserasseln sind hier seltener. Mit dem Wasser kommen sie auf die Filter, und treiben sich hier, namentlich in den Mündungen der Zuflussröhren, in grossen Mengen zwischen den grünen Algen (*Cladophora*) herum. Ihre Anwesenheit in diesem Theile des Wasserlaufes hat aber keine solche Bedeutung, dass sie eine getrennte Behandlung von der übrigen Thierwelt rechtfertigen würde.

Ganz anders aber im Reinwasserraume. Hier fehlen, wie wir gesehen haben, die Schwämme, Muscheln, Hornpolypen und Moosthierchen, und die ganze Welt von mikroskopischen Thieren, welche diese sonst beherbergen. Dagegen treten jetzt die Krebse in den Vordergrund. Sie vermehren sich in erstaunlichen Mengen, und zwar sind es bald die Asseln, bald die *Gammari*, welche die Oberhand haben. Die Asseln kriechen vorzugsweise am Boden und an den Wänden umher, die Krebse aber schwimmen frei in dem Wasser herum.

Zu Tausenden wurden sie von den Metallsieben in der Nähe des Reinwasserkellers aufgefangen, und bei deren täglicher Reinigung getödtet.

Im Jahre 1887 war der Hauptort ihrer Vermehrung in den Reinwasserräumen der alten, damals ausser Gebrauch gestellten Filter (No. 1—8 auf der Tafel), welche Räume durch Risse in der Wand des alten Reinwassercanales (*O S Q R*) mit diesem in Verbindung waren. Je nachdem das Niveau des Wassers in diesem Canale stieg oder abnahm, floss Wasser aus ihm in die Filter, oder aus diesen in ihn zurück. Bei letzterer Bewegung konnte ein Theil der Verunreinigungen aus diesen Filtern mitgenommen werden, und die mikroskopische Untersuchung der schwebenden Theilchen, mit denen das Wasser in diesem Canale beladen wurde, liess Wurzelfasern, Blattoberhäute, Gefässbündelchen, u. s. w. erkennen, welche nur von der die alten Filter überwuchernden Vegetation herstammen konnten. Mit diesen wurden auch die Krebse eingeführt, welche täglich in so grossen Mengen auf den hinter diesem Canale aufgestellten Metallsieben gefangen wurden. Dieser ganze Canalabschnitt wurde, wie bereits S. 556 mitgetheilt, im Frühling 1888 ausser Gebrauch gestellt und dem zufolge nahmen nicht nur die *Crenothrix*, sondern auch die Krebse in hohem Grade ab.

Im Reinwasserraume der neuen Filter waren diese Thierchen anfangs nur selten zu finden. Doch hat ihre Menge von 1886 bis 1889 derart zugenommen, dass sie auch nach dem erwähnten Abschlusse des alten Canales als grosser Uebelstand empfunden wurden, und dass sie im letztgenannten Jahre auch in dem neuen Reinwasserkeller täglich aufgefangen werden mussten.

Trotz aller angewandten Sorgen war es nicht möglich zu verhindern, dass einzelne Exemplare in das Rohrnetz der Stadt hineingeführt wurden. Auch fanden wir beide Arten, wenn gleich meist in abgestorbenen Exemplaren, fast stets in den Proben des Absatzes aus den Hauptröhren, welche in den verschiedenen Theilen der Stadt für die mikroskopische Untersuchung gesammelt wurden.

§ 3. *Die Nährstoffe der Krebse in den Reinwasserräumen.*

Die Süsswasserkrebse schwimmen in den Canälen und Kellern des reinen Wassers lebhaft umher. Zeitweise vom Strome mitgeführt, können sie aber oft auch ohne Mühe stromaufwärts bewegen, und somit die Reinwasserräume unterhalb der Filter erreichen.

Wo finden sie in diesem Bezirke die Nährstoffe zu ihrer ansehn-

lichen, zeitweise unglaublich starken Vermehrung? Diese Räume beherbergen nicht die reiche Fauna von festsitzenden Thieren, Schwämmen, Muscheln, Moosthierchen und Hornpolypen, welche ihnen in den Canälen des unfiltrirten Wassers Nahrung bieten können, und in deren Rasen sie sich dort vorwiegend herumtreiben. Im Reinwasserraume ist die Vegetation wesentlich auf die Eisenbacterien beschränkt. Nur in sehr untergeordneter Weise sind diese, hie und da, von anderen Pilzformen begleitet. Die Eisenbacterien aber bedeckten im Jahre 1887 die Wand des für den Reinwassertransport damals noch benutzten alten Canales in dichten sammetartigen Filzen. Nachdem dieser Abschnitt 1888 ausser Gebrauch gestellt war, waren anfangs die Wände der neuen, in 1886 und 1887 erbauten Canäle noch rein, doch allmählich bekleideten sich diese, wie wir in der vorigen Abhandlung gesehen haben, mit einer stets zunehmenden *Crenothrix*-Vegetation.

Die auf den Metallsieben vor Eintritt in die Reinwasserkeller aufgesammelten Süsswasserkrebse entstammten in 1886 und 1887 vorwiegend jenem alten Canale, seitdem aber der neuen Leitung, und zwar hier anfangs in geringer, später in zunehmender Menge. Erst gegen Ende des Jahres 1889 haben sie hier, in Folge der Ausführung der von unserer Commission empfohlenen Massregeln, merklich abgenommen.

Die mitgetheilten Thatsachen legten den Gedanken nahe, dass die *Gammari* sich hier vorzugsweise, vielleicht ausschliesslich, von *Crenothrix* ernährten. Um diese Frage zu beantworten, untersuchte ich Exemplare, welche im Jahre 1889 vor und im neuen Reinwasserkeller gefangen waren. Es waren völlig erwachsene, kräftige Thierchen. Es galt, den Inhalt des Darmcanales einer mikroskopischen Untersuchung zu unterwerfen. Dazu wurden die Thiere sofort nachdem sie eingefangen waren, in Alkohol getödtet. Schneidet man sie später der Länge nach auf, so sieht man den Darmcanal in der übrigen farblosen Leibessubstanz, als einen schwarzen Streifen, der auf dem kürzesten Wege vom Munde zur Afteröffnung sich hinzieht. Schwarz ist der Darm aber nur, weil er mit dunkel gefärbtem Inhalt dicht erfüllt ist. Stellenweise fand ich ihn leer, dann war er farblos. Er erreichte eine Dicke von etwa mehr als 1 Mm.

Als ich nun diesen Darmcanal aus den Thierchen vorsichtig herauspräparirt hatte, öffnete ich ihn und breitete seinen Inhalt zu einem mikroskopischen Präparate aus. Da zeigte sich, dass dieser fast nur aus den leeren nur wenig zerbrochenen Scheiden der Eisenbacterien zusammengesetzt war. Feine Sandkörnchen, zu braunen

Flocken zerriebene *Crenothrix*-Scheiden, sehr einzelne Schalen von Diatomeen und vereinzelte noch unverdaute Fäden und Zellen von *Crenothrix*, das war Alles, was zwischen den massenhaft angehäuften braunen Scheiden zu finden war.

Offenbar hatten sich diese Exemplare also nur von Eisenbacterien ernährt. Sie müssen ihre braunen Rasen förmlich abgeweidet haben. Die lebendigen Zellen und die jungen Scheiden haben sie verdaut, denn solche fand ich im Darminhalte nur sehr vereinzelt zurück; die braunen, vorzugsweise aus Eisenoxyd bestehenden Scheiden aber waren selbstverständlich unverdaulich.

Aus diesem Befunde geht einerseits hervor, dass die Süsswasserkrebse zur Vertilgung der gefährlichsten Feinde der Wasserleitung, der Eisenbacterien, wesentlich beitragen. Andererseits aber, dass sie voraussichtlich von selbst verschwinden werden, sobald es gelingen wird, diese letzteren zu beseitigen.

§ 4. *Die Nährstoffe der Asseln in den Reinwasserräumen.*

Schon beim Anfang unserer Untersuchungen war uns aufgefallen, dass sowohl in den der städtischen Leitung entnommenen Proben, als in den Reinwasserräumen der Anlage fast stets zwei typische Bestandtheile in den Verunreinigungen vorgefunden wurden, welche den Canälen und Absätzen des unfiltrirten Wassers durchweg fehlten.

Von diesen beiden, bereits in § 1 erwähnten Vorkommnissen war die Quelle des einen leicht zu bestimmen. Es waren dieses Holztheilchen von mikroskopischer Kleinheit; theils einzelne Fasern, theils Gruppen von solchen, meist aber nicht in ihrer ganzen Länge, wie durch Maceration isolirt, sondern nur in kleinen Stückchen, wie abgenagt. Weitaus die meisten waren zu klein, um bestimmte Merkmale zu zeigen; an den grösseren aber waren die typischen Hoftüpfel, sowohl in der Flächenansicht als im Durchschnitt häufig deutlich zu erkennen (Fig. 4 *C*).

Auf und zwischen diesen Holztheilchen fanden sich fast stets die Hyphen, nicht selten auch die Sporen, eines Pilzes (Fig. 4 *D*).

Diese Fasern entstammten offenbar den Balken, welche zur Construction der alten, sowie der neuen Filter benutzt worden waren. Die Filter sind viereckige Behälter mit flachem Boden. Etwa in 70 cm Höhe oberhalb dieses Bodens liegt eine Schicht von Balken aus Föhrenholz, welche auf kleinen, den Reinwasserraum quer durchsetzenden, in der Mitte durchbrochenen Mauern ruhen. Die Balken

sind 4 cm breit, $6_{,5}$ cm dick und liegen in Entfernungen von 1 m von einander. Auf diesen folgt eine Schicht von Ziegeln, welche dicht

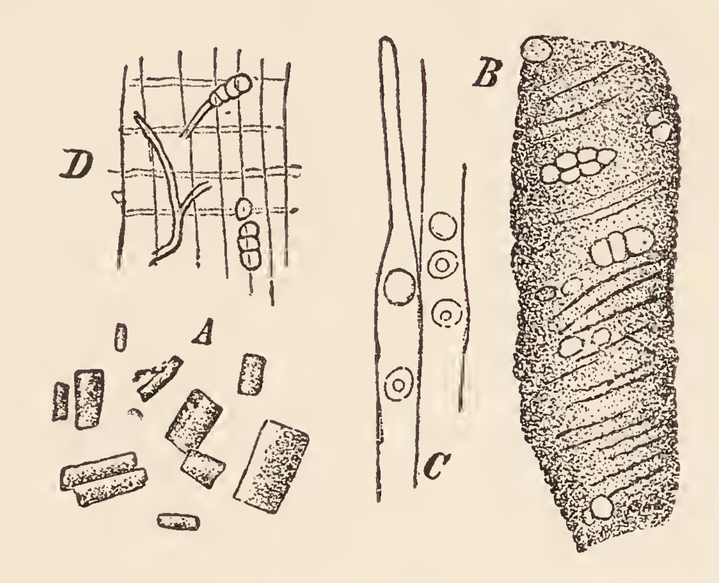


Fig. 4. Excremente der Wasserasseln aus einem der alten Filter. *A* Die Excremente, bei zehnfacher Vergrösserung, grössere und kleinere Cylinderchen bildend. *B* Eines der dünneren Exemplare bei etwa 200-facher Vergrösserung. Man sieht zahlreiche Holzfäserchen und die grossen, unverdauten Sporengruppen des Pilzes *Melanomma Pulvis pyrius.* *C* und *D* Holztheilchen, aus den grössten Cylinderchen frei präparirt, *C* mit deutlichen Hoftüpfeln, *D* mit den querliegenden Zellenreihen eines Markstrahles und mit Fäden und Sporengruppen des genannten Pilzes $\frac{1}{200}$

neben einander, aber völlig frei aufgelegt worden sind und zwar das Wasser, nicht aber die Bestandtheile des Filtersandes durchgehen lassen. Auf den Ziegeln folgen die Schichten des groben und feineren Kieses und des Sandes in der üblichen Weise. Die ganze filtrirende Schichte wird somit von den Balken getragen; alles filtrirte Wasser läuft zwischen diesen hindurch.

Wir konnten diese Balken sowohl an einem der neuen, einjährigen, als an einem alten, nach zehnjährigem Gebrauche ausser Betrieb gesetzten Filter eingehend studiren, wozu selbstverständlich die Filter entleert, und die Sand- und Kiesschichten stellenweise ausgegraben werden mussten. Im Jahre 1889 bot uns der Umbau der neuen Filter und die Ersetzung der Balken durch perforirte Platten aus Cement eine Gelegenheit, die Balken nach dreijährigem Betriebe zu untersuchen.

Es zeigte sich, dass ihre Oberfläche bis zu gewisser Tiefe mehr oder weniger erweicht und angegriffen war. Ueberall wimmelte es, wie zu erwarten, von Bacterien. Das Wasser, welches soeben durch den Sand von Bacterien möglichst befreit worden war, konnte jetzt solche wieder in grosser Menge aufnehmen. Diese Ueberlegung legte sofort den Wunsch nahe, dass die Balken wieder aus den

Filtern entfernt werden möchten. Doch war die Annahme berechtigt, dass sie keine Quelle von pathogenen Bacterien und somit nicht als thatsächlich schädlich zu betrachten sind.

Ausser Bacterien zeigte die angegriffene Holzschichte sich durchsetzt von dem Hyphengeflechte des Pilzes *Melanomma Pulvis pyrius*. Ueberall waren diese Fäden in reichlicher Fülle und Verzweigung vorhanden, und überall trugen sie ihre braunen, oft mehrfach septirten Sporen (Conidien, vergl. Fig. 4 *D*). Die Identität dieser Gebilde mit denjenigen, welche wir in den Absätzen aus den Leitungsröhren beobachtet hatten, war leicht festzustellen. Hier und dort auf den Balken fanden wir auch die Ascosporenfrüchte dieses Pilzes, welche zur sicheren Determination so sehr erwünscht waren.

Ich komme jetzt zu der Beschreibung des zweiten oben genannten Bestandtheiles der Absatzproben. Es waren dieses, wie bereits erwähnt, kleine gräuliche Cylinderchen (Fig. 4 *A*), welche aus einer compacten Masse von Eisenoxydkörnen, Holzfibrillen u. s. w. zusammengesetzt waren (Fig. 4 *B*). Sie fanden sich in allen Absätzen aus den Reinwasserräumen vor, sowohl in der Leitung in der Stadt, als in den Filtern unterhalb der Sandschicht. Ihrer Menge nach spielten sie aber stets eine untergeordnete Rolle, und wurden lange Zeit nur behufs der vollständigen Beschreibung der mikroskopischen Präparate beobachtet. Muss man doch anfangs auf Alles achten, so lange nicht der Faden gefunden ist, der schliesslich zum Ziele leiten wird!

Eine hervorragende Bedeutung erhielten diese Cylinderchen aber erst bei der Untersuchung der alten, zehnjährigen Filter, welche im Jahre 1887 in der oben beschriebenen Weise (vergl. S. 564) die Hauptquelle der Wasserasseln waren. Auf einem dieser acht Filter (No. 4 auf der Tafel) wurde in der Mitte der Sand abgetragen, Kies und Ziegel entfernt, und in der Balkenschichte eine grosse Oeffnung gemacht, welche uns den Eintritt in den Reinwasserraum gestattete. Da zeigte sich, dass der Boden dieses Raumes, so weit wir sehen und aufspülen konnten, von einer fast fingerdicken Lage dieser Cylinderchen bedeckt war. Unzählige Millionen von diesen, dem unbewaffneten Auge noch gerade sichtbaren Gebilden waren hier angehäuft worden.

Meinem verehrten Collegen, Herrn Prof. Max Weber, verdanke ich die Aufklärung über die Natur dieser Gebilde, und über die Bedeutung ihrer Anhäufung an dieser Stelle. Sie sind nichts Anderes als der Koth der Asseln.

In unglaublichen Mengen haben diese sich in den alten Filtern vermehrt; durch die bereits erwähnten Risse in den Mauern, welche diese Filter von dem Reinwassercanale (*O S Q R*) trennten, gelangten sie in diesen hinein, und wurden dort vielfach in grossen Mengen auf den Metallsieben gefangen. Ihre Auswürfe wurden theils mitgeführt, und geriethen dann in die Röhrenleitungen der Stadt, zu einem grossen Theile aber blieben sie an Ort und Stelle, und bildeten hier den beschriebenen Krebsguano.

Es war ein Leichtes, durch mikroskopische Untersuchung des Darminhaltes der Wasserasseln den directen Nachweis zu liefern, dass diese Gebilde wirklich Koth dieser Thiere sind. Beide waren ganz gleich, und aus denselben Bestandtheilen aufgebaut. Aus dem Darminhalte der in Spiritus aufbewahrten Wasserasseln konnte ich kleine Fasertheile von Coniferenholz (Fig. 4 *C D*), mit den Hyphen und Conidien des die Balken bewohnenden Pilzes (*Melanomma Pulvis pyrius*), gelbe Scheiden und gegliederte Fäden von *Crenothrix* nebst Sandkörnchen und einer bereits zu weit zersetzten Masse isoliren.

Hiermit war nun auch der Nachweis geliefert, dass die Wasserasseln sich von dem Holze der Balken ernähren. Bekanntlich pflegen diese Thierchen Pflanzentheile und mikroskopische Thierchen (Infusorien u. s. w.) zu fressen, und können sie nicht nur am Boden des Behälters herumkriechen, sondern auch an den Wänden aufsteigen, und sogar kleine Strecken schwimmend zurücklegen. Obgleich die Balken die obere Decke ihres Bezirkes bildeten, so konnten sie diese also doch leicht erreichen, und bei Mangel an anderer Nahrung das Holz mit allen den darauf lebenden kleineren und grösseren Bacterien (Fäulnissbacterien, *Beggiatoa*, *Cladothrix* und *Crenothrix*) und Pilzen als solche benutzen.

Dabei geben sie dem weichen Frühlingsholze den Vorzug vor dem härteren Herbstholz. Ersteres nagen sie zwischen den Schichten des letzteren weg. Dem zufolge treten diese immer mehr als erhabene Leisten hervor. Dieses giebt den Balken eine wellige und äusserst charakteristische Oberfläche, welche, wenn man einmal darauf aufmerksam geworden ist, schon dem unbewaffneten Auge die Thätigkeit der Asseln verräth (Fig. 5).

Wie dick ist die Holzschicht, welche die Asseln im Laufe der Jahre abgetragen haben? Eine Antwort auf diese Frage war ermöglicht durch den Umstand, dass dort, wo die Balken auf den Stützmauern ruhen, ein Anfressen unmöglich war. Hier zeigte sich die Oberfläche noch glatt und nahezu unverändert. Unmittelbar neben

diesen bedeckt gewesenen Stellen war das Holz abgenagt. Legte ich nun eine Regel so auf die glatte Stelle, dass sie über die abge-

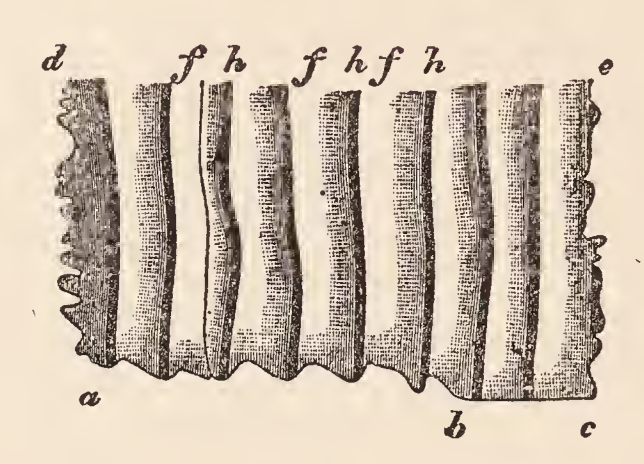


Fig. 5. Querschnitt durch einen abgenagten Balken aus einem alten Filter, nach zehnjährigem Betriebe. Nur die untere Hälfte dargestellt. Man sieht neun deutliche Jahresringe des Holzes. Ringsherum ist das Holz von den Wasserasseln abgenagt worden, mit Ausnahme der bedeckt gewesenen Stelle *bc*. Auf der Unterseite sind die harten Herbstholzschichten *(hh)* wenig, das weichere Frühlingsholz *(ff)* dazwischen tief weggenagt. Auf der linken Seite (*ad*) lag das weiche Holz frei; es ist tief ausgefressen worden. Auf der rechten Seite (*ce*) lag das Herbstholz an der Oberfläche, hier sind die Eingrabungen weniger tief. Nach einer Photographie in natürlicher Grösse.

nagten Theile wegragte, so konnte ich die Dicke der abgetragenen Schicht direct messen. Es zeigte sich, dass das Frühlingsholz zumeist etwa 5 mm tief abgenagt war. Die Kämme des Herbstholzes ragten nur 1—2 mm hervor; auch diese waren also theilweise zerstört worden (vergl. Fig. 5).

Nicht die ganze fehlende Schichte hat den Krebsen als Nahrung gedient. Erstens haben sich auch die Pilze und Bacterien davon ernährt. Zweitens aber müssen beim Abnagen gar häufig kleine Stückchen ringsherum vom übrigen Holze getrennt werden. Dass sind dann die zahlreichen, anscheinend abgenagten Holzfragmente, welche im Anfang dieses Paragraphen erwähnt wurden, und überall zwischen den Kothcylinderchen zur Beobachtung gelangten, die aber viel zu gross sind, um aus letzteren selbst herstammen zu können.

Soviel über die alten Filter. Das Verhalten der neuen lässt sich nun leicht voraussagen. Und die Beobachtung hat die bezüglichen, schlimmen Erwartungen völlig bestätigt.

Nach einjährigem Betriebe fanden wir in dem Reinwasserraume dieser Filter die Asseln nur in vereinzelten Exemplaren. Ihr Koth und die abgenagten Holzfragmente waren auf dem Boden dieses Raumes zu finden, aber nur in geringen Mengen. Auf den Schirmen

aus Flanell, welche zu den im vorigen Aufzatze beschriebenen Versuchen dienten, und welche die Verunreinigungen aus sämmtlichen neuen Filtern zur Untersuchung gelangen liessen, spielten sie gleichfalls nur eine untergeordnete Rolle.

In den nächsten Jahren (1888 und 1889) hat aber das Uebel stetig zugenommen. Täglich wurden sie in grossen Mengen auf den Metallsieben beim Reinwasserkeller aufgefangen, auch nachdem der mit den alten Filtern communicirende Canal (*O S Q R*) ausser Betrieb gesetzt worden war. Und im Sommer 1889 zeigten die Balken der neuen Filter, so weit wir sie untersuchen konnten, überall die wellige Oberfläche, mit hervorstehendem Herbstholze und ausgegrabenem Frühlingsholz, welche ein sicheres Zeichen der Zerstörung durch die Wasserasseln war, und zugleich auf Einen Blick den grossen Umfang des Uebels beurtheilen liess.

Fassen wir jetzt die Ergebnisse dieser Studien zusammen, so zeigt sich, wie bedenklich die Benutzung von Holz in dem Reinwasserraume ist. Es bildet einen Herd von Bacterien, welche die Fasern zersetzen, sich mit ihren Bestandtheilen ernähren und vom Wasser mitgeführt werden. Weit schädlicher ist es als Nährstoff für die Wasserasseln, welche sich hier im Laufe weniger Jahre in unglaublichen Mengen vermehren und deren Abfälle (todte Körper, abgenagte Holzfasern und Koth) sowohl, wie sie selbst, oft einen grösseren Antheil an der Verunreinigung des Wassers nehmen wie die Eisenbacterien.

Auf Grund der von unserer Commission im Jahre 1887 gemachten Erfahrungen und der darauf gegründeten Verurtheilung des Gebrauches von Holz in den Reinwasserräumen hat die städtische Behörde im Juni 1889 gleichzeitig mit der Veränderung der Filter, welche die Risse in den Mauern erforderten, auch die Entfernung des Holzes genehmigt 1). Seitdem sind diese Werke in vier Filtern zum Abschluss gelangt, während sie in den neun übrigen hoffentlich noch in diesem Jahre (1890) fertiggestellt werden werden.

Zuversichtlich erwarten wir, dass diese Maassregel, in Verbindung mit den bereits ausgeführten Verbesserungen, das Uebel völlig beseitigen wird, und dass sowohl die *Crenothrix* wie die Asseln und Krebse in den Reinwasserräumen in nicht zu langer Zeit aussterben werden, sobald ihnen die Nährstoffe entnommen worden sind.

---

1) Die Kosten betrugen für den Umbau der dreizehn Filter fl. 30.000 Holl. Währg. (Mark 50.000), und für den Ersatz des Holzes durch perforirte Cementplatten fl. 40.000 (Mark 67.000).

Erklärung der Tafel.

Das Wasserwerk von Rotterdam liegt in einer Entfernung von etwa einer halben Stunde, stromaufwärts von Rotterdam, an der Maas, unmittelbar neben den öffentlichen Parkenlagen „Oude Plantage" und von diesen durch einen kleinen Hafen getrennt, welcher an dem alten und dem neuen Maschinengebäude entlang geht, und hauptsächlich für das Abladen der Steinkohlen benutzt wird.

Vor 1886 bestand die Anlage aus dem Maschinengebäude *A A*, mit dem Wasserthurme *B*, den drei grossen Bassins *C*, *D* und *E*, und den Filtern No. 1—8. In diesem Jahre wurden die neuen Filter No. 9—21 fertiggestellt und in Betrieb genommen. In 1888 wurde der Bau des neuen grösseren Maschinengebäudes, welches auf der Karte nicht angegeben ist, beendet. Die Anlage eines neuen Bassins, welches dieselbe Oberfläche haben soll, wie *C*, *D* und *E* zusammen, ist in Aussicht gestellt.

In dem Jahre 1887, in welchem die Untersuchung seitens unserer Commission stattfand, waren die alten Filter No. 1—8 ausser Gebrauch gestellt. Die Pumpen im alten Maschinengebäude arbeiteten also mit den alten Bassins und den neuen Filtern No. 9—21.

Der Weg des Wassers war der folgende. Durch den überwölbten Canal *P P'*, welcher vom Flusse her quer durch die Mitte der Bassins *C*, *D*, *E* leitete, wurde das Maaswasser in diese hereingelassen. Hier stand es in den ersten Jahren des Betriebes während 24, in den letzteren Jahren während etwa 12 Stunden ruhig, um den mitgeführten Schlamm abzusetzen.

Aus den Bassins gelangte das in dieser Weise geklärte Wasser durch die drei Schieber *c d e* in den grossen überwölbten Canal *F G*, der es den Pumpen zuführte. Diese hoben es in den Kellerraum, *r r' r''*, des Wasserthurmes *B*, und zwar zu solcher Höhe, dass es von hier aus, bei geöffneten Hähnen, von selbst den Filtern zufloss. Letzteres geschah durch zwei gusseiserne Röhren *f f'* und *g g'*, welche in den Canal *H I K L M* mündeten. Dieser Canal war bei *H* und *I* verschlossen, und leitete das Wasser den Einflussröhren der einzelnen Filter zu.

Aus den Reinwasserräumen unterhalb der Sandschichten wurde das filtrirte Wasser in einen Canal geleitet, der unterhalb *H I K L M* lag und das Wasser also in entgegengesetzter Richtung nach dem Maschinengebäude zurück führte. Dieser Canal war zwar bei *I*, nicht aber bei *H* geschlossen. Unterhalb *H* gelangte das Wasser in

Oude Plantage

Hafen

Nach dem neuen Maschinengebäude

No 1
No 2
No 3
No 4
No 5
No 6
No 7
No 8
No 9
No 10
No 11
No 12
No 13
No 14
No 15
No 16
No 17
No 18
No 19
No 20
No 21

A A A B R RW Q G S f g T I g' f H K O N F c d e C D E Z L M Z' X X Y P a a b b P' D E

W N O S



die Fortsetzung des neuen Canales bis zu *N*, um von hier aus durch den alten Reinwasercanal *N O S Q* den alten Reinwasserkeller zu erreichen.

Aus diesem Raume wurde es von den Hochdruckpumpen aufgesogen und in das Hochreservoir des Wasserthurmes hinaufgepresst. Von dort aus gelangte es in die Röhrenleitung der Stadt.

Der Canal *N O S Q R* ist im Jahre 1887 auf den Vorschlag unseres Commission ausser Gebrauch gestellt und durch eine gusseiserne Rohrleitung ersetzt worden.

Der Verschluss bei *I* wurde 1888 aufgehoben, als das neue Maschinengebäude in Betrieb genommen wurde. Der doppelte Canal *I T* führte in seiner oberen Hälfte das Flusswasser von den neuen Pumpen dem Canale *I K L M* und somit den Filtern zu, in seiner unteren Hälfte aber leitete er das filtrirte Wasser zu dem neuen Reinwasserkeller und den neuen Hochdruckpumpen.

Die im ersten Aufsatz § 4 beschriebene Fauna bekleidet die Wände der Canäle *P P'*, *F G*, und *H I K L M* (oberer Canal). Der alte Reinwassercanal *N O S Q R* stellte sich 1887 als der Hauptsitz der *Crenothrix*-Vegetation im reinen Wasser heraus, durch die Risse in seiner Wand traten die Wasserasseln aus den benachbarten alten, damals bereits verlassenen Filtern in ihn hinein (II § 4). Für die Untersuchung des Reinwasserraumes der neuen Filter wurde uns das Filter No. 21 zur Verfügung gestellt.

Es bedeuten ferner:

V Einen Theil des hohen Flussdeiches, der das Werk auf der Nord-Ostseite begrenzte, und *X X* den diesem Deiche entlang laufenden, gleichfalls nicht zum Werke gehörenden Graben.

Z—Z' Das für eine etwaige spätere Vermehrung der Filter reservirte Terrain.

Jena 1890.

SUR LA DURÉE DE LA VIE DE QUELQUES GRAINES. [1]

La plupart des graines, lorsqu'elles sont conservées à l'état sec, perdent dans l'espace de quelques années la faculté germinative. Ordinairement, cela arrive déjà au bout de trois ou quatre ans, mais, en général, de telle façon que les graines de la même espèce ne meurent pas toutes à la fois. Le plus souvent, il y en a quelques-unes dont la vitalité persiste beaucoup plus longtemps que celle de la grande majorité. Ces individus plus résistants restent parfois en vie pendant dix ou douze ans, et même, dans un très petit nombre de cas, encore plus longtemps.

Dans l'hiver de 1871—1872, j'avais reçu du jardin botanique de Leyde une série de graines, qui y avaient été récoltées l'automne précédent. Elle appartenaient à environ quatre-vingts espèces; chacune de ces espèces était représentée par une assez grande quantité de graines, sauf celles dont les graines avaient une grosseur telle, que le sachet, de dimension ordinaire, n'en pouvait contenir qu'un petit nombre.

Par des circonstances fortuites, ces graines ne purent être employées à l'usage pour lequel elles m'avaient été envoyées, de sorte que l'envoi ne fut pas même ouvert. Dans cet état, il fut conservé, sans soins particuliers, mais à sec, durant une suite d'années, puis finalement consacré à une expérience sur la durée de la vie de ces graines.

A cet effet, la moitié des graines de chacune des espèces, fut semée, au commencement d'avril 1888, dans le Laboratoire de physiologie végétale. Chaque espèce occupait un pot à fleur particulier; les pots furent placés dans un endroit bien éclairé, où, à l'origine, la température fut maintenue artificiellement à environ 16° C. Autant que possible, on veilla à ce que les conditions fussent des plus favorables à la germination.

Le résultat de l'expérience fut que, parmi toutes ces graines, qui avaient été conservées pendant *dix-sept* hivers, il n'y avait que deux espèces qui continssent encore des individus susceptibles de germer, savoir:

1° *Erodium Ciconium* et

2° *Nicandra Physaloides.*

---

1) Traduction d'un article qui a paru dans le Maandblad voor Natuurwetenschappen 1889, sous le titre: Over den levensduur van eenige zaden.

De la première de ces espèces, une seule graine germa; de la seconde, quatre graines levèrent. Ces cinq plantes furent transplantées, aussitôt que possible, dans le jardin, où, à l'exception de deux *Nicandra*, elles se développèrent très vigoureusement. Dès les premiers jours de juillet, elles fleurirent. A la fin de septembre, l'*Erodium Ciconium* présentait six tiges longues l'environ 80cm, qui portaient une profusion de fleurs et de graines. Deux pieds de *Nicandra* étaient robustes, hauts de plus d'un mètre, richement ramifiés, à tige épaisse de 2 cm, et surchargés de fruits. Les deux autres pieds étaient grêles, n'atteignaient que 35—40 cm de hauteur et n'avaient produit que peu de fruits. De ces deux derniers exemplaires je ne recueillis pas de graines, mais j'en récoltai des deux pieds robustes, ainsi que de l'*Erodium*.

Les autres pots à fleur furent soignés et surveillés tout l'été, mais pas une seule espèce n'y germa. Dans l'idée que peut-être les graines à vitalité persistante étaient aussi celles qui devaient séjourner longtemps en terre avant de donner des signes de vie, je gardai encore les pots pendant l'hiver et l'été suivants, jusque vers le 1er juillet. Mais, même au second printemps, je ne vis rien apparaître.

Les espèces étudiées étaient les suivantes:

Alyssum edentulum, W. K.
Ainsworthia trachycarpa, Boiss.
Amethystea coerulea, L.
Amarantus Bourgaei, L.
Anagallis arvensis, L.
Anthriscus Cerefolium, Hoffm.
Anthemis arvensis, L.
Arthrolobium scorpioides, D. C.
Astragalus edulis, Dur.
Avena barbata, Brot.
Axyris amarantoides, L.
Barkhausia rubra, Moench.
Bidens foeniculacea, D. C.
Bidens tripartita, L.
Bifora radians, Rbst.
Biserrula Pelecinus, L.
Bowlesia geraniifolia, Schlecht.
Brizopyrum siculum, Lk.
Bromus tectorum, L.
Bunias macroptera, Rchb.
Bupleurum semicompositum, L.
Calendula arvensis, L.
Carduus pycnocephalum, L.
Centrospermum chrysanthum, Spr.
Chrysanthemum Roxburghii, Desf.
Cicercula Cicera, Alf.
Convolvulus tricolor, L.
Crepis biennis, L.
Crupina vulgaris, Pers.
Cynosurus echinatus, L.
Datura inermis, Jacq.
Datura Stramonium, L.
Digitaria humifusa, Pers.
Elsholtzia cristata, W.
Emex spinosa, Campd.
Ervum Ervilia, L.
Euzomum erucoides, Spach.
Fagopyrum esculentum, Moench.

Galium tricorne, With.
Garidella Nigellastrum, L.
Geropogon glaber, L.
Gilia tricolor, Bth.
Godetia Cavanillesii, Spach.
Hordeum distichon, L.
Lallemantia peltata, F. et M.
Lathyrus annuus, L.
Lepidium sativum, L.
Linaria triphylla, L.
Lupinus venustus, Hort.
Malva crispa, L.
Myagrum perfoliatum, L.
Nicotiana dilatata, Lk.
Nigella sativa, L.
Onobrychis Caput Galli, L.
Omphalodes linifolia, Moench.
Panicum miliaceum, L.
Papaver somniferum, L.
Phaseolus Hermandezii, Savi.
Picris pauciflora, W.
Plantago Psyllium, L.
Polygonum orientale, L.
Rhagadiolus edulis, Gaertn.
Scandix affinis, Koch.
Securigera Coronilla, D. C.
Silene Hornemanni, Steud.
Silybum eburneum, Coss. et Dur.
Sogalgina trilobata, Cass.
Solanum nigrum, L.
Succovia balearica, L.
Tagetes erecta, L.
Tetragonolobus purpur., Moench.
Tordylium apulum, L.
Triticum compactum, Host.
Urtica pilulifera, L.
Valerianella coronata, Desf.
Veronica Buxbaumii, Ten.
Vicia atropurpurea, Desf.
Viola tricolor, L.
Xanthium saccharatum, Wallr.
Zea Mais, L.

Je pensai qu'il y aurait quelque intérêt à examiner les graines produites par les trois plantes dont il a été question plus haut, issues de semences conservées pendant près de 17 ans. En effet, s'il est vrai qu'un cours lent des processus vitaux dans la graine sèche corresponde à une longue durée de cette vie en apparence assoupie, il était permis de présumer que les graines nées de mes plantes auraient, elles aussi, un développement plus tardif que les graines ordinaires de la même espèce.

J'ai donc, au printemps de 1889, comparé la vitesse de germination de mes graines avec celle d'autres graines des mêmes espèces de plantes, provenant d'un nombre aussi grand que possible de jardins botaniques différents et obtenues par le commerce d'échanges de l'hiver 1888—89.

Du *Nicandra physaloides* j'avais reçu des graines aptes à germer de *Cracovie*, *Klausenbourg*, *Berne*, *Lyon*, *Genève*, *Bonn*, *Leyde* et *Groningue*. Les échantillons des trois premières de ces localités ont germé en cinq jours, ceux des autres en huit; c'est-à-dire: ils ont donné dans cet intervalle un nombre de jeunes plantes si considérable, que les quelques graines levées les jours suivants ne l'aug-

mentèrent pas d'une manière sensible. Des graines produites par les pieds de *Nicandra* issus de semence vieille de 17 ans, je semai une très grande quantité. La germination ne commença ici qu'au bout de huit jours, concurremment avec celle des cinq derniers des échantillons spécifiés ci-dessus. Mais dès ce jour elle augmenta progressivement; sans cesse de nouvelles jeunes plantes venaient s'ajouter aux premières, de sorte que chaque jour le nombre en croissait visiblement, et cela continua ainsi pendant environ trois semaines. Ensuite, l'augmentation devint plus lente, mais durant plusieurs semaines encore il ne se passa presque pas de jour sans que de nouvelles plantules apparussent.

Pour l'*Erodium Ciconium*, je ne disposais que d'échantillons contenant chacun de 20 à 25 graines. Ceux de *Marbourg* et de *Iéna* furent les seuls qui germèrent rapidement et assez complètement. Au bout de quatre jours, le nombre des graines levées était respectivement de 5 et 4; au bout de dix jours, respectivement de 14 et de 8. Les échantillons de *Hambourg* et de *Lyon* germèrent plus lentement et ne donnèrent, en trois semaines, que 6 et 4 jeunes plantes; les autres échantillons germèrent encore plus mal. Aucun de ceux-ci n'offrait donc un terme de comparaison suffisant.

Des graines récoltées sur le pied d'*Erodium Ciconium* dont il a été parlé plus haut, aucune ne germa avant le cinquième jour; ensuite, presque journellement quelques jeunes plantes sortirent de terre. Au bout de trois semaines le nombre s'en élevait à 32, et deux semaines plus tard à environ 40—50. On retrouvait donc ici la même lenteur de germination que chez les graines de *Nicandra* récoltées par moi.

Les pieds de *Nicandra* et d'*Erodium* obtenus de graines vieilles de 17 ans ont donc donné des graines dont la germination marchait avec une lenteur évidente. Bien entendu, on ne peut encore tirer une conclusion définitive de ces faits; pour cela, des expériences beaucoup plus nombreuses seraient nécessaires.

En terminant je mentionnerai encore une expérience que j'ai faite en vue de me former une idée, pour un cas déterminé, du temps pendant lequel des graines doivent rester en terre avant de germer. L'expérience a porté sur des graines d'*Oenothera Lamarckiana*, récoltées, en septembre 1886, sur des pieds croissant près de Hilversum. Beaucoup de ces graines étant vides, il fallut en semer plusieurs milliers pour pouvoir espérer un résultat net.

Le semis eut lieu le 14 mars 1887. A des intervalles successifs

d'un mois, les graines qui avaient germé furent arrachées et comptées. Pendant l'été de 1887, il germa:

Mars—Avril	908	graines.
Avril—Mai	288	„
Mai—Juin	27	„
Juin—Juillet	37	„
Juillet—Septembre	130	„
Septembre—Octobre	6	„

De nombreuses graines germèrent donc pendant les deux premiers mois; ensuite, le nombre en fut relativement petit, et après la mi-septembre il n'y en eut plus que très peu. Pendant l'hiver suivant, il germa encore quelques graines de temps en temps. Vers la mi-mars 1888, la culture fut replacée dans des conditions favorables. Le dénombrement des graines germées donna alors:

15 Mars—1er Avril	272	graines.
1er Avril—15 Avril	231	„
Avril—Mai	152	„
Mai—Juin	7	„
Juin—Juillet	1	graine.
Juillet—Septembre	1	„

Durant le second hiver, il y eut encore quelques rares graines qui germèrent. Lorsque ensuite, vers la mi-mars, la culture se trouva de nouveau dans de bonnes conditions, le phénomène observé les deux années précédentes ne se répéta pas, car on ne vit plus germer que très peu de graines. Les choses restèrent dans cet état jusqu'à ce que, en juillet 1889, on mit fin à l'expérience.

Des expériences ultérieures devront décider si les graines qui germent les premières perdraient aussi les premières leur faculté germinative lorsqu'elles sont conservées à l'état sec, et si, inversement, les graines qui dans la terre humide se développent le plus lentement auraient aussi, à l'état sec, gardé le plus longtemps leur vitalité. Les faits qui viennent d'être communiqués tendent à faire croire à la possibilité d'une pareille relation.

(*Archives Neérlandaises des Sciences exactes et naturelles, P. XXIV, 1891, p. 271.*

SUR L'INTRODUCTION DE L'OENOTHERA LAMARCKIANA DANS LES PAYS-BAS.

Espèce magnifique, à grandes fleurs jaunes réunies en couronne au sommet des tiges, atteignant souvent plus de deux mètres de hauteur, l'*Oenothera Lamarckiana* tend à devenir indigène dans notre pays, comme l'*Oe. biennis* et l'*Oe. muricata* l'ont fait il y a plus de deux siècles, et comme l'*Oe. grandiflora* est revenue commune, dans ces derniers temps, dans l'Ouest de la France.

L'histoire de sa première introduction forme le sujet de cet article; je pense que plus tard, quand la plante aura atteint une distribution plus grande encore, et quand il ne sera plus possible de déterminer les détails de ses premières années, il ne sera pas sans intérêt d'en connaître l'origine. J'ajouterai à cette note les résultats d'une recherche sur l'identité spécifique et la synonymie de notre plante, qui étaient, au premier abord, entourées de difficultés inattendues.

L'*Oenothera Lamarckiana* a pour moi un intérêt particulier, vu que j'en cultive depuis bientôt dix années, une série de formes dans le but de faire une étude approfondie sur l'orgine des caractères spécifiques.

Dans mes recherches j'ai eu le grand avantage de l'aide de Messieurs Six et Boerlage. Le premier, qui est le propriétaire des terrains à 's Graveland, où l'on trouve à présent notre plante en plusieurs milliers d'exemplaires, a eu la bienveillance de me donner les renseignements nécessaires sur son origine. Mr. Boerlage, le savant directeur adjoint de notre herbier national, a mis à ma disposition les plantes et les livres, dont j'avais besoin. Je tiens à les remercier en premier lieu de leur concours si important; sans eux je n'aurais certainement pas réussi dans cette recherche. En outre j'ai eu besoin de spécimens cultivés ou adventices, pour les comparer à la forme que je cultive moi-même. J'ai reçu de ces envois de Mss. Moll et Fiet à Groningue, de Mr. Witte à Leide, de Mr. Budde à Utrecht, de Mr. Mac-Léod à Gand, de Mr. Bommer à Bruxelles, de Mr. Le Monnier à Nancy et de Mr. Gillot à Autun. Enfin, Messieurs Haage und Schmidt, horticulteurs à Erfurt, ont eu l'extrême obligeance de m'envoyer des rameaux fleuris des espèces

en question. Je suis heureux de pouvoir offrir ici à tous ces Messieurs, l'assurance de ma vive reconnaissance.

C'est en 1886 que j'ai rencontré pour la première fois notre plante à 's Graveland. Elle s'était dispersée sur un champ oublié où elle était entrée du côté Nord-Est. Dans ce coin, elle formait déjà un groupe dense de plusieurs centaines d'individus; plus loin on ne trouvait que quelques plantes éparses. Les plus éloignées provenaient évidemment de graines distribuées la dernière année, parce qu'elle étaient encore a l'état de rosettes. L'*Oenothera Lamarckiana* est, du moins pour la plus grande partie des individus, à cette localité, une plante bisannuelle.

Depuis 1886 j'ai visité cette localité presque chaque année, et j'ai pu suivre l'augmentation rapide du nombre des individus, qui ont, peu à peu, envahi environ la moitié du champ en question. Ce champ était destiné à la culture forestière; le sable bien stérile est remué profondément pour y planter les jeunes chênes, et les Oenothères prospèrent entre ceux-ci, pour en être étouffées, quand les arbrisseaux viennent à couvrir tout le sol de leur feuillage. Perdant du terrain d'un côté, les Oenothères ont gagné jusqu'ici beaucoup plus de l'autre, et probablement cela durera jusqu'à ce que tout le champ soit occupé par la forêt de chênes.

Cependant, les Oenothères gagnent d'autres terrains, et se répandent de plus en plus loin. Aujourd'hui elles se trouvent dans ces stations éloignées encore en petit nombre et le champ d'origine se manifeste toujours comme tel par ses milliers d'individus. Mais probablement ces rapports se perdront avec le temps, et alors on ne pourra plus reconnaître le lieu, où la dispersion a commencé.

Le champ d'origine se trouve entre les deux branches d'un canal, que Mr. le Dr. J. Six à fait creuser dans sa propriété Jagtlust à 's Graveland. Aux deux bords de ce canal il y a une promenade, et c'est dans une des platesbandes de ce parc, qu'il a semé l'*Oenothera Lamarckiana*. Les vestiges de cette plate-bande, depuis longtemps sans culture, étaient encore visibles lors de mes premières visites en 1886; elles touchaient immédiatement au champ susdit et la première dispersion doit avoir eu lieu, pendant plusieurs années, pour ainsi dire, de pied en pied. En d'autres termes, les Oenothères n'ont gagné leur terrain que petit à petit, et ce n'est qu'après une série de générations et une multiplication à quelques centaines d'individus, que la dispersion a commencé à se faire sur une plus grande échelle.

Dans la dite plate-bande Mr. Six a fait semer les Oenothères

il y a une vingtaine d'années (environ 1875). Les graines provenaient de son jardin, où il avait cultivé notre espèce déjà depuis dix années. Les graines originelles avaient été achetées chez un marchand-grainier à Harlem (environ en 1865) sous le nom d'*Oe. Lamarckiana*. Je n'ai pu me procurer le catalogue de cet établissement de l'année 1865, mais l'espèce en question est nommée dans ses catalogues de 1869 et suivants comme la seule espèce du sous-genre *Onagra*, dont on offrait des graines. Le dit établissement a eu l'obligeance de me communiquer l'origine de ces graines; il ne les cultivait pas lui-même mais se les fournissait de la maison Ernest Benary, horticulteur à Erfurt, dont le catalogue offre encore aujourd'hui des graines d'*Oe. Lamarckiana*, avec celles de l'*Oe. macrantha*, et d'autres espèces voisines.

Pour m'assurer de l'identité de l'espèce de Mr. Six et de l'espèce cultivée à Erfurt sous le même nom, je me suis adressé à Messieurs Haage und Schmidt, à Erfurt, dont les renseignements ont enlevé tout doute à cet égard.

Notre plante a eu donc, comme l'on voit, trente années pour se multiplier d'un seul échantillon, contenant peut-être quelques centaines de graines, à plusieurs milliers d'individus. Les dix premières années dans le jardin de Mr. Six, les vingt suivantes dans le champ oublié. Dans ce temps, la plante a produit quelques variétés, qu'on trouve plus ou moins régulièrement en quelques exemplaires épars à la localité nommée. Je cite, entre ces variétés que j'espère décrire ailleurs, les *Oenothera Lamarckiana brevistylis*, *lata* et *oxypetala*, dont Mr. le Dr. Julius Pohl, de Prague, a fait à mon laboratoire une étude anatomique. Elles offrent des déviations de structure bien inattendues.

La plate-bande nommée a bien été la première, mais non la seule, où Mr. Six ait semé des graines de notre espèce. Elles ont été portées en plusieurs endroits de la promenade le long de la branche nord du canal, notamment dans un parterre à fleurs, près du pont, d'où une dispersion, analogue à celle que j'ai décrite, mais à une très petite échelle, a eu lieu.

Excepté à 's Graveland, j'ai trouvé l'*Oe. Lamarckiana* seulement dans une localité dans les dunes, près de Zandvoort, où je l'ai vue pour la première fois au mois de Septembre 1889, et où elle a été trouvée aussi par Messieurs van Eeden, van Vloten et autres. La localité se trouve près du point, où le canal de la conduite d'eau pour Amsterdam est croisé par la grande route de Harlem à Zandvoort. Elle comptait environ une centaine d'individus. Les graines proviennent probablement, comme celles de 's Graveland, d'un des

marchands-grainiers à Harlem, mais leur origine reste douteuse. L'herbier national de Leide ne contient pas de spécimen provenant d'autres localités.

Origine de l'espèce. Notre Oenothère appartient aux sous-genre Onagra, qui ne contient presque exclusivement que des formes de l'Amérique du Nord. Celles qu'on trouve en Europe y ont été introduites de là, l'*Oe. biennis*, de la Virginie, environ en 1614, l'*Oe. muricata*, du Canada en 1789 (par Mr. John Hunnemann), l'*Oe. grandiflora* en 1778 (par Mr. John Fothergill) 1). Ces espèces paraissent avoir une grande aire dans le domaine des Etats-Unis et du Canada.

Quant à l'*Oenothera Lamarckiana* je n'ai pas réussi á m'éclairer sur la question de savoir, où elle se trouve à l'état spontané. Lamarck la dit originaire de l'Amérique septentrionale. 2) Mais les auteurs américains ne paraissent pas la connaître, ils la joignent comme synonyme à la forme *grandiflora* Aiton 3) (*Oe. grandiflora* Aiton = *Oe. biennis* var. *grandiflora* Torr. and Gray), ce qu'elle n'est sûrement pas. Torrey and Gray ont été à ce que je sache, les premiers à regarder notre espèce comme synonyme de leur *O. biennis grandiflora*, mais ils n'en ont pas vu de spécimen authentique, et se sont appuyés sur la description bien courte de Seringe dans le Prodrome de De Candolle. 4) Watson, dans sa monographie du genre *Oenothera* dit, sous le titre de *O. biennis grandiflora*, seulement: „The broader leaved form is *Oe. Lamarckiana* Ser." 5) Je pense donc qu'il n'a pas vu non plus notre plante, dont les feuilles ne diffèrent pas beaucoup de l'*Oe. grandiflora*, mais

---

1) Cf. W. T. Aiton, Hortus Kewensis, 2e Ed. Vol. II, 1810, p. 341 D'après M. le Dr. Gillot cette espèce est maintenant commune dans tout l'Ouest français jusqu'à l'Allier (Soc. Bot. Franc. 1893, p. 197). M. Gillot a eu l'extrême obligeance de récolter pour moi des spécimens et des graines des localités citées par lui. Les premières prouvent l'identité absolue de la forme française avec les *grandiflora* Ait. de différents jardins botaniques, que j'ai eu l'occasion d'étudier. Quant aux graines, j'espère les semer bientôt dans le but d'un examen plus étendu du cette espèce intéressante.

2) Lamarck. Encyclopédie, IV, p. 554.

3) Espèce aussi répandue en Amérique que l'*O. biennis,* mais plus commune dans l'Est, d'après Watson, Révision p. 579.

4) J. Torrey and Asa Gray, a Flora of North America, Vol. I, 1838—1840, p. 492.

De Candolle. Prodromus Regni Vegetabilis, Vol. III, 1828, p. 46.

5) S. Watson, Revision of the extra tropical North-American Species of the Genus *Oenothera*. Proceed. Americ. Acad. of Science, Vol. VIII, 1868—1873, p. 579 et p. 603.

dont le port est tout autre, et dont l'inflorescence et les fleurs offrent des caractères bien différents.

Quelques remarques sur l'*Oenothera grandiflora* Ait. La synonymie de cette forme est entourée de tant de difficultés, qui s'étendent en partie à celle de notre *Lamarckiana*, que j'ai dû faire une étude approfondie de cette question, dans le seul but d'être suffisamment sûr de la détermination de l'espèce trouvée à 's Graveland. Les questions à étudier étaient les suivantes: la description originale, la signification des noms *suaveolens* et *macrantha*, les relations avec l'*Oe. biennis* comme variété ou bien comme espèce et enfin la confusion de tous ces noms et de toutes ces formes dans les cultures des jardins botaniques.

Le résultat de ces recherches est que la forme *grandiflora* est une plante très affine de l'*Oe. biennis*, et bien différente de la *Lamarckiana* 1), et qu'on peut la prendre avec Willdenow, Aiton et De Candolle pour une espèce, ou avec les auteurs cités américains et le premier monographe du genre Spach 2) pour une variété. Quant à moi, je la considérerai comme une espèce, et à ce qu'il paraît j'ai l'avantage de suivre dans cette opinion l'autorité la plus récente, Raymann, qui dans le Traité d'Engler et Prantl indique environ huit espèces pour son genre Onagra 3).

Première description de l'*Oenothera grandiflora* Aiton. Tous les auteurs citent Aiton, Hortus Kewensis (1810) comme l'autorité originale de cette espèce. Aiton lui-même, dans sa seconde édition, renvoie à Willdenow, Species plantarum, Vol. II, 1799, p. 306, et celui-ci renvoie à la première édition d'Aiton (1789). Les descriptions d'Aiton se bornent à la diagnose suivante: „*Oe.* foliis ovato-lanceolatis, staminibus declinatis, caule fruticoso," ce qui, dans le sous-genre Onagra, nous apprend très peu. Willdenow y ajoute seulement „caulis, folia et germina glabra, corolla flava maxima, petalis vix retusis". Aiton, dans sa première édition de l'Hortus Kewensis ne donne pas l'espèce comme nouvelle, mais

---

1) Dans la nouvelle édition de Vilmorin's Blumengärtnerei, Bd. I, Lief. 10, p. 327, 1894 l'*Oe. Lamarckiana* Ser., est décrite comme une espèce à part, tandis que les *biennis*, *muricata*, *grandiflora* Ait. et *canescens* sont réunies comme des variétés d'une seule espèce. Je cite ce fait pour appuyer les droits de notre *Lamarckiana* au rang d'espèce.

2) Spach, Monographia Onagrearum. Nouvelles Annales du Muséum d'histoire naturelle. Tomme IV, 1835, p. 351—356.

3) Engler und Prantl. Die natürlichen Pflanzen-familien, III, 7, p. 214.

renvoie à L'Héritier, Stirpes novae, Tom II, Tab. 4. Je n'ai pas encore pu me procurer ce tome, bien plus rare que le Tome I du même ouvrage. Il paraît qu'aucun des autres auteurs n'a eu plus de chance à ce sujet. Même je n'ai nulle part trouvé cité L'Héritier, excepté par Aiton.

La description et la planche de l'*Oenothera grandiflora* (var. *β pubescens*) dans Sims, Botanical Magazine, Vol. XXI, Tab. 2068 (anno 1805) ne me paraissent pas bien heureuses.

C'est ici l'occasion de remarquer que le nom de *Oe. grandiflora* a eté donné encore à deux formes tout-autres, savoir:

1) *Oe. grandiflora* Lam.; c'est notre *Oe. Lamarckiana* comme nous le verrons plus loin.

2) *Oe. grandiflora* Ruiz et Pavon, Flora Peruviana et Chilensis, Toma III (1802), p. 78 et Planche 318. „O. foliis interrupte pinnatis, pinnatifido-lyratisque, capsulis obovatis alatis". Cavanillas, Icon., pag. 68, tab. 399. Cette espèce [1]) appartient au sous-genre *Oenothera* de l'Amérique du sud et non au sous-genre *Onagra*, qui comprend les formes dont nous nous occupons ici.

Le synonyme *Oe. suaveolens* Desf. Persoon décrit sous ce nom une espèce à laquelle il ajoute comme synonyme douteux: „*Oe. grandiflora* Ait.?" [2]) Il n'a pas d'espèce sous le nom de *grandiflora*. Le Prodrome de De Candolle donne les *grandiflora* Ait. et *suaveolens* Desf. comme espèces différentes, mais ajoute à la dernière „An ad *Oe. grandifloram* referenda?" [3]) Tous les autres auteurs que j'ai pu consulter, ont pris les deux noms pour synonymes. [4]) Mais comme la plupart donnent aussi le nom de *Lamarckiana* Ser. comme synonyme, leur opinion ne me paraissait pas bien décisive.

J'ai eu beaucoup de peine à me procurer le „Tableau" de Desfontaines, livre rare à ce qu'il paraît, mais dont je possède maintenant la 1e et la 2e édition. Desfontaines ne donne pas de descriptions, mais seulement une liste des espèces cultivées au Jardin botanique du Muséum d'histoire naturelle à Paris. Dans la Préface

---

1) Synonyme de l'*O. acaulis* Cav., d'après Hooker et Jackson, Index Kewensis.

2) Persoon, Synopsis plantarum, seu enchiridion botanicum I, 1805, p. 407.

3) De Candolle, Prodromus, Tome III, 1828, p. 46. No. 8 *O. grandiflora*, No. 9 *O. suaveolens*.

4) Cf. Spach. Monographia Onagrearum, Nouvelles Ann. du Muséum d'hist. nat., Tome IV, 1835, p. 353.

il dit avoir desséché un exemplaire de chaque espèce nommée, et renvoie ainsi le lecteur à l'herbier du Muséum [1].

En comparant les deux éditions on trouve qu'il a lui-même substitué le nom de *grandiflora* Willd. à son premier nom de *suaveolens*. En effet, les espèces de la première division (*capsulis teretibus*) du genre *Oenothera* sont les suivantes:

	1e Edition 1804. p. 169.	2e Edion 1815. p. 195.
Oe.	biennis L.	biennis L.
	suaveolens.	*grandiflora* Willd Sp.
	parviflora L.	parviflora L.
	muricata L.	muricata L.
	longiflora L.	longiflora L.
	mollissima L.	mollissima L.
		odorata L.
	nocturna Jacq.	nocturna Jacq.
	albicans Lam.	albicans Lam.
	sinuata L.	sinuata L.

Je pense qu'on est en droit d'inférer de ces données que Desfontaines n'a pas connu l'*Oe. grandiflora* Aiton en 1804 quoique la première édition d'Aiton fût de 1789, et le Species plantarum de Willdenow de 1799. La brièveté de leurs descriptions peut avoir rendu impraticable l'identification de sa plante avec leur diagnose. Plus tard, Desfontaines se serait assuré de l'identité de sa plante avec l'*Oe. grandiflora*, et aurait pour cette raison, simplement changé le nom.

Par cette historique on voit, qu'il est préférable de ne plus employer le nom d'*Oe. suaveolens*.

Le Tableau de Desfontaines paraît encore avoir donné naissance à une erreur plus grave. Pour son *suaveolens* il donne le nom français „*odorante*". Dans la 2e édition le nom *grandiflora* est traduit par „à grandes fleurs", tandis que le nom français „*odorante*" se retrouve à côté de l'espèce nouvellement introduite du Magellan: *Oe. odorata* Jacq. (du sous-genre „*Oenothera*"). Le fait, qu'on rencontre de temps en temps l'*Oe. grandiflora* dans les jardins

2) Pour cette raison je me suis adressé à M. Cornu, le Directeur du Jardin des Plantes. Il a eu la bienveillance de faire chercher ces spécimens authentiques par son assistant Mr. Bois, qui m'a répondu: „Je n'ai pas trouvé dans l'herbier du Muséum les échantillons de Desfontaines, auxquels vous faites allusion."

sous le nom de *Oe odorata,* me paraît avoir son orgine dans cet usage du nom français „odorante." Vilmorin-Andrieux, dans leur „Fleurs de pleine terre" 1), donnent à notre espèce comme synonyme le nom de Desfontaines, qu'ils traduisent par *„odorante"*.

Le synonyme *O. macrantha.* Les catalogues des marchands-grainiers offrent souvent sous ce nom une espèce d'*Oenothera,* à côté de la *Lamarckiana* et d'autres formes bien distinctes. Je n'ai pas réussi à déterminer l'origine de ce nom, inconnu à ce qu'il paraît, dans les monographies du genre 2). Pour élucider la question je me suis adressé à Messieurs Haage und Schmidt, horticulteurs à Erfurt, bien connus parmi les botanistes pour leur grand zèle pour les questions purement scientifiques. Ils ont eu l'obligeance de m'envoyer, avec les renseignements nécessaires, une plante fleurie de leur *O. macrantha,* de sorte que j'ai pu voir, que cette forme est en tous points identique avec l'*Oe. grandiflora* Ait. Il me paraît superflu d'entrer dans des détails de description de la plante étudiée.

La synonymie 3) dans les jardins botaniques. Je serais bien content si ma petite étude pourrait contribuer à faire cesser la confusion de noms et de formes des espèces en question, qu'on trouve dans les jardins botaniques. Dans ce but je crois qu'il est utile de signaler les erreurs que j'ai rencontrées. On rencontre souvent, dans les jardins, la même forme, sous deux ou trois noms différents, ou bien des formes communes sous des noms d'espèces rares 4). Par exemple j'ai reçu la *biennis* (= *Oen. biennis α. vulgaris*) sous les noms d'*O. biennis, O. odorata* et *O. Lamarckiana*; la *grandiflora* sous les noms d'*O. longiflora* et de *Lamarckiana*; la

---

1) p. 368.

2) Watson donne le nom *Oenothera macrantha* comme synonyme de l'*Oenothera* (*Godetia*) *amoena,* espèce bien connue à fleurs roses. S. Watson, Revision, l. c. Hooker et Jackson disent dans l'Index Kewensis: *O. macrantha* Nutt. ex. Hook. et Arn. Bot Beech Voy. 342 = amoena Lehm; *O. macrantha* Sellow. ex Salm-Dyck. Hort. Dyck. 182, nomen. — Hab?. Les mêmes auteurs ajoutent aux *grandiflora* Ait. et *suaveolens* Desf. le prédicat = *biennis* Linn.

3) Mr. le Dr. Gillot propose de changer le nom du genre en *Onothera,* vu que les formes *Onothera* et *Oenothera* ont été employées toutes les deux longtemps avant *Linné* pour la même plante (inconnue) appelée aussi *Onagra.* L'étymologie („Herbe aux ânes" contre „Vin sauvage") plaiderait en faveur du premier nom. Pour ma part, je préfère compliquer aussi peu que possible la synonymie déjà très difficile de ce genre. Cf. Gillot. Bull. Soc. Bot. de France, 1893, p. 197.

4) Cf. Moll, Papavéracées.

Lamarckiana sous le nom d'*O. macrantha.* L'inspection des graines seules suffit pour reconnaître l'erreur des noms *odorata* et *longiflora.* L'intégument des graines du sous-genre *Onagra* forme de grands plis, parce que sa cavité n'est qu'à moitié remplie par le noyau de la graine, caractère qui manque à tous les autres sous-genres du genre *Oenothera.* Dans les espèces d'*Onagra* les graines ne montrent pas de caractères spécifiques, la détermination doit avoir lieu sur les fleurs et les inflorescences.

Caractères de l'*Oenothera Lamarckiana* Ser. Lamarck a décrit cette espèce sous le nom d'O.*grandiflora* 1), ne connaissant évidemment pas l'*O. grandiflora* Aiton. Depuis Seringe a changé le nom 2), et le nouveau nom a été accepté par plusieurs auteurs quoique souvent comme synonyme ou comme forme de l'*O. grandiflora* Ait. 3).

J'ai déjà fait remarquer que les auteurs américains ne paraissent pas avoir connu notre plante, et que je n'ai pas réussi à tracer son origine, qui doit sans doute être cherchée dans l'Amérique du Nord.

Les diagnoses de l'O. *Lamarckiana* sont bien rares et bien peu complètes, et il est très difficile de les bien comprendre. Par exemple De Candolle caractérise notre espèce et la *suaveolens* Desf. par „petalis magnis." Mais les pétales de la *Lamarckiana* sont de beaucoup plus grandes que celles de la *suaveolens* Desf. (*O. grandiflora* Ait.), qui elles-mêmes ne dépassent pas de beaucoup les pétales de l'*O. biennis.* De Candolle dit de l'*O. Lamarckiana* „fructibus brevibus", mais la longueur des fruits est bien variable 4), et varie presque entre les mêmes limites que la longueur des fruits de l'*O. biennis* et même de l'*O. muricata.*

„Les fleurs de pleine terre" de Mrss. Vilmorin Andrieux, qui donnent une figure bien vraie et bien caractéristique du port de l'*O. Lamarckiana,* ne sont pas bien exactes dans la description de cette plante et on trouve cette inexactitude redressée dans les catalogues de graines du même établissement (Voir catalogue de 1894), qui décrivent les fleurs comme bien plus grandes que celles de l'*O. suaveolens* (*O. grandiflora* Ait). Le nom *grandiflora* (et

---

1) Encyclopédie méthodique, „Botanique par Lamarck. Tome IV. Paris, An IV (1796) p. 550—554. Souvent cité comme Lam. Dict.

2) De Candolle Prodomus III, 1828, p. 46.

3) Spach. Monographia Onagrearum, (1835) donne *O. grandiflora* Lam. comme synonyme de l'*O. suaveolens* Desf. l. c. p. 353.

4) Ueber halbe Galton-curven. Ber. d. d. Bot. Gesellschaft, Bd. XII, 1894, p. 197, Tabl. X, fig. 1.

aussi celui de *macrantha*) serait sans doute plus caractéristique pour l'espèce de Lamarck que pour celle d'Aiton, mais il faut se rappeler que la *grandiflora* a reçu son nom longtemps avant qu'on connût la plante, décrite plus tard par Lamarck.

La description de Lamarck ne saurait être comprise, si on ne réfléchissait pas que Lamarck a comparé son espèce, non aux autres formes du sous-genre actuel d'*Onagra*, mais à l'espèce bien peu affine *O. longiflora* Jacq. Le Prodrome de De Candolle a donné un extrait de la description de Lamarck comme diagnose sans prendre garde à cette comparaison, et a donné par là lieu à bien des difficultés. L'exemple le plus frappant est donné par les pétales, dont Lamarck dit „petalis integris", ce qui est copié par De Candolle, Vilmorin-Andrieux et autres auteurs. Ce caractère m'a causé beaucoup de peine, les pétales de ma plante étant toujours échancrés, jamais entiers au sommet. Mais les pétales ne sont entiers qu'en comparaison de ceux d'*O. longiflora*, que Lamarck décrit comme „en coeur renversé", tandis que le même auteur dit des pétales d'*O. biennis*: „entiers, arrondis, à peine crénelés, quelquefois un peu échancrés". Il est donc bien évident que Lamarck n'a pas voulu donner, dans les pétales, un caractère distinctif entre sa plante et l'*O. biennis*, et la forme des pétales de l'*O. grandiflora* Aiton ne differe guère non plus de ceux de ses deux voisines [1]).

En terminant cette note, je pense qu'il vaut la peine de reproduire textuellement la diagnose et la description originales de Lamarck [2]). Les voici:

„Onagraire à grandes fleurs.

---

1) Les espèces *O. biennis*, *O. grandiflora* et *O. Lamarckiana*, se reconnaissent le plus facilement à la forme des boutons floraux, la grandeur des fleurs et de l'inflorescence, et au port. Le port et la forme de l'inflorescence sont sensiblement les mémes pour les deux premières, mais l' *O. biennis* a des boutons floraux cilindriques, tandis que ceux de l'*O. grandiflora* sont coniques; les fleurs de la *grandiflora* sont en outre plus grandes. L'*O. Lamarckiana* a ses boutons floraux coniques comme la *grandiflora*, mais la plante est beaucoup plus grande, imposante de forme, aux épis longs entourés pendant la floraison par une couronne de très grandes fleurs, dépassée elle-même longuement par le sommet de l'inflorescence. Du reste je me propose de faire une étude approfondie de ces carrctères spécifiques aussitôt que je possèderai un assez grand nombre d'individus vivants et en fleurs.

2) l. c. p. 554. Espèce N°. 12. Je repète que les caractères doivent être lus en comparaison de celles de l'*O. longiflora*. L'appendice (V. S.) fait voir que

„*Oenothera grandiflora* (n.) Oe. foliis integerrimis, ovato-lanceolatis, petalis integris, capsulis glabris.

„Cette espèce paraît se rapprocher, par son port, de l'*Oen. longiflora*, mais elle en diffère par plusieurs caractères frappants, surtout par ses tiges rameuses, ses pétales entiers, ses fruits lisses et courts.

„Ses tiges s'élèvent à trois ou quatre pieds de hauteur. Elles sont cylindriques, munies de quelques poils rares, d'un rouge brun, divisées en rameaux nombreux étalés. les feuilles sont vertes, alternes, ovales, lancéolées, lisses et glabres des deux côtés, très entières; les feuilles du bas sont petiolées et munies de quelques dents à peine sensibles. Celles qui accompagnent les fleurs sont plus étroites, plus aiguës et sessiles.

„Les fleurs sont terminales et forment, par leur disposition, une panicule étalée, elles sont axillaires, solitaires, mais très rapprochées. Le calice est jaune, muni d'un tube un peu plus long que la corolle, qui se divise en 4 folioles lancéolées, élargies à leur base, aiguës à leur sommet, terminées par un filet court, sétacé. La corolle est jaune, composée de 4 pétales ovales, très grands 1), entiers, arrondis, presque aussi longs que le tube calicinal, rétrécis à leur base en forme de coin. Les anthères sont longues, linéaires. Le fruit est une capsule courte, cylindrique, glabre, tronquée légèrement, quadrangulaire, n'ayant qu'environ le tiers de longueur du tube calicinal.

„Cette espèce est originaire de l'Amérique septentrionale. On la cultive au jardin du Muséum d'histoire naturelle (V. S.)."

Lamarck n'a pas étudié la plante à l'état vivant, et par cette cause, n'a pas pu comparer un nombre suffisant d'individus. D'après des renseignements qui m'ont été procurés par Mrs. Cornu et Bois (cf. p. 587) il paraît que l'exemplaire authentique de Lamarck ne se trouve pas non plus dans l'herbier du Muséum d'histoire naturelle.

1) L'auteur dit des pétales d'*O. longiflora* qu'ils sont „au moins aussi grands et même plus grands que dans l'*Oe. bisannuelle* (*O. biennis*").

(Nederlandsch Kruidkundig Archief 1895, II Serie VI, p. 579).

